ISSN 0187-7151



# ACTA BOTANICA MEXICANA

*núm. 28* *Septiembre 1994*

---



*Instituto de Ecología A.C.*



## *CONSEJO EDITORIAL INTERNACIONAL*

*Acta Botánica Mexicana (1994), 28:1-27*

# VEGETACION Y FLORA DE POTREROS EN LA SIERRA DE LOS TUXTLAS, MEXICO

SERGIO GUEVARA

Instituto de Ecología, A.C.
Apartado Postal 63
91000 Xalapa, Veracruz, México

JORGE MEAVE

Laboratorio de Ecología
Facultad de Ciencias, UNAM
Coyoacán 04510, México, D.F.

PATRICIA MORENO-CASASOLA, JAVIER LABORDE

Instituto de Ecología, A.C.
Apartado Postal 63
91000 Xalapa, Veracruz, México

y

SILVIA CASTILLO

Laboratorio de Ecología
Facultad de Ciencias, UNAM
Coyoacán 04510, México, D.F.

## RESUMEN

Se analiza la estructura y composición florística de 13 potreros establecidos en áreas originalmente cubiertas por selva alta perennifolia, en la Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz. En ellos es común encontrar árboles aislados que en su mayoría son remanentes de la selva, dejados en pie porque constituyen importantes fuentes de sombra, alimento (principalmente frutos), leña o madera. La estructura y composición florística de los potreros estudiados es muy heterogénea, debido a la presencia de grandes árboles en su interior, los cuales son sitios de deposición de semillas dispersadas por aves o murciélagos frugívoros, así como micrositios favorables para el establecimiento de especies leñosas nativas.

## ABSTRACT

Floristic composition and vegetation structure were studied in 13 pastures located at Los Tuxtlas Range, in Veracruz. The studied sites were originally covered by tropical rain forest. Today's currently used pastures are dotted with rain forest remnant trees, spared during forest-cutting. These large isolated

trees are primarily used as a source of shade, food (fruits), firewood or lumber. Results indicate that pastures are highly heterogeneous in species composition as well as in vegetation structure. This heterogeneity is related to the presence of isolated trees in the pastures. Isolated remnant trees function as nursery plants for native woody species by facilitating the establishment of zoochorous species, deposited under their canopies by frugivorous vertebrates (mainly birds or bats).

## INTRODUCCION

En México el trópico cálido-húmedo ocupa una extensión de 180,000 $km^2$ (9% de la superficie del país), de los cuales según el censo agropecuario de 1980, se dedicaban 37,000 $km^2$ a actividades pecuarias, cifra que durante la última década tuvo un notable incremento (Toledo et al., 1989). Tan sólo en el estado de Veracruz (72,800 $km^2$), la ganadería ocupa a principios de los 90's una extensión entre 45,000 y 50,000 $km^2$ (Barrera-Bassols, 1992). Poco más de la mitad del Estado (39,721 $km^2$) son tierras bajas (<300 m s.n.m.) que en su mayoría estaban cubiertas por selvas altas y medianas, perennifolias y subperennifolias (Gómez-Pompa, 1980). Estas han sido substituidas principalmente por potreros, los cuales hoy en día dominan el paisaje rodeando fragmentos remanentes de selva y acahuales.

A pesar de su importancia en la producción de carne y leche, de la enorme extensión que ocupan y de su vecindad con los remanentes de selva, se han publicado pocos estudios acerca de la flora y vegetación de potreros de las zonas cálido-húmedas en México y en América. La literatura especializada se inclina principalmente hacia aspectos pecuarios; tanto de rendimiento animal (Shock y Williams, 1977; Aluja et al., 1985), como del rendimiento de plantas forrajeras (Williams, 1967; Pérez y Meléndez, 1980; Almeida, 1981; Avendaño et al., 1986; Oesterheld y León, 1987). En contraste, existe abundante información acerca de la flora y vegetación de potreros tropicales en Australia (Shaw y Bryan, 1976; Whiteman, 1980), India (Singh y Yadava, 1974; Nair y Mishra, 1977; Singh y Krishnamurty, 1981) y Africa (McIlroy, 1972), así como de pastizales en regiones áridas y semiáridas de México, Norte y Sud-América (Hernández X., 1957; González y Campbell, 1973; Facelli y León, 1986), y de sabanas neotropicales (Sarmiento, 1983).

El conocimiento florístico y ecológico de los potreros del trópico-húmedo contribuirá a valorar su rendimiento e incrementar la eficiencia de su manejo, así como a entender la dinámica del paisaje actual y el aislamiento de las poblaciones de especies de selva que quedan en los remanentes. Esto es indispensable para estimar las posibilidades de conservación de la biodiversidad de la selva húmeda en paisajes fragmentados. En general, los potreros son sistemas sencillos con una estructura horizontal y vertical poco compleja. Sin embargo, aquellos establecidos en zonas originalmente cubiertas por selvas poseen una estructura y composición fuertemente influenciadas por la presencia de numerosos árboles remanentes de la selva, distribuidos alrededor de los potreros, dispersos en medio de ellos o bien, a lo largo de los cauces de agua que los cruzan.

En este estudio se hace un inventario de las especies y un análisis de la vegetación de los potreros en la Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz, como contribución al entendimiento de la ecología del paisaje del trópico húmedo de México. Se ha puesto especial atención en los árboles aislados, ya que éstos parecen tener una notable influencia sobre la vegetación.

## METODOLOGIA

### Sitio de estudio

El área se localiza en la región de los Tuxtlas, al sureste del estado de Veracruz, entre los 18°30' y 18°40' latitud norte y los 95°03' y 95°10' longitud oeste (Fig. 1). Se trata de una cordillera volcánica con substrato de rocas ígneas (basalto y andesitas) mezclado con cenizas volcánicas. Los suelos tienen alto contenido de materia orgánica y presentan perfiles con horizontes poco desarrollados (Chizón, 1984). El clima es del tipo Af(m) w"(i')g (García, 1981), con precipitación anual de 4725 mm y temperatura media anual de 27 °C (Estrada et al., 1985). La zona presenta una época relativamente seca entre marzo y mayo (precipitación promedio de 112 mm por mes) y una época de lluvias entre junio y febrero (con más de 400 mm por mes). La Sierra de Los Tuxtlas por su origen volcánico, topografía, variación altitudinal y tipo de uso del suelo, no es un sitio representativo de los potreros del resto de la zona cálido-húmeda del país. Sin embargo, el conocimiento que se tiene sobre su flora, fauna y medio ambiente en general, permiten un análisis e interpretación de su estructura y funcionamiento más completo que el de otras áreas.

La selva alta perennifolia (Miranda y Hernández X., 1963) o bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1978), fue la vegetación predominante en la Sierra desde el nivel del mar hasta los 700 m de altitud. Esta ha sido reemplazada por campos de cultivo (maíz principalmente) y en épocas más recientes, por potreros dedicados al pastoreo de bovinos. En 1967 el macizo noroeste de la Sierra (cuyo centro es el volcán San Martín, con 1738 m s.n.m.) tenía 310 km² de vegetación forestal (principalmente selva alta), mientras que en 1986 dicha superficie se había reducido a 136 km² repartidos en numerosos fragmentos de extensión variable, lo que resulta en una tasa de deforestación de 75 km² por década (Dirzo y García, 1992).

### Muestreo

El muestreo se realizó en octubre de 1986, a mediados de la época de lluvias, en trece potreros que abarcaban en conjunto una extensión de aproximadamente 80 ha (Cuadro 1), entre los 50 y 250 m de altitud. Los potreros pertenecen a los ejidos "Balzapote" y "Laguna Escondida" y a la colonia agrícola "La Palma" y fueron seleccionados en función de sus posibilidades de acceso y de trabajo (Fig. 1). Todos ellos estaban bajo pastoreo de acuerdo con las prácticas más comunes de manejo en la región (Martínez, 1980). No se tienen datos precisos sobre la fecha de desmonte en cada uno, pero se sabe que éste ocurrió entre 5 y 30 años antes del muestreo. En todos ellos se había cortado la vegetación no graminoide (no forrajera) con machete (chapeo o limpia), en algún momento durante los seis meses previos al estudio.

En los potreros seleccionados se registró e identificó a todo árbol aislado (con excepción de los cítricos), para hacer un inventario florístico de ellos y conocer a las especies más frecuentes. Para el estudio de la vegetación se utilizaron árboles aislados como centros de muestreo, incluyendo sitios bajo su copa y por fuera de ella en el pastizal abierto. Se escogieron cincuenta árboles de tres de las especies remanentes de selva más frecuentes en los potreros: 20 de *Nectandra ambigens*, 21 de *Ficus yoponensis* y 9 de *F. colubrinae*. Las tres especies difieren en talla, forma y densidad de la copa, así como en el tipo y frecuencia de fructificación (Guevara et al., 1992).

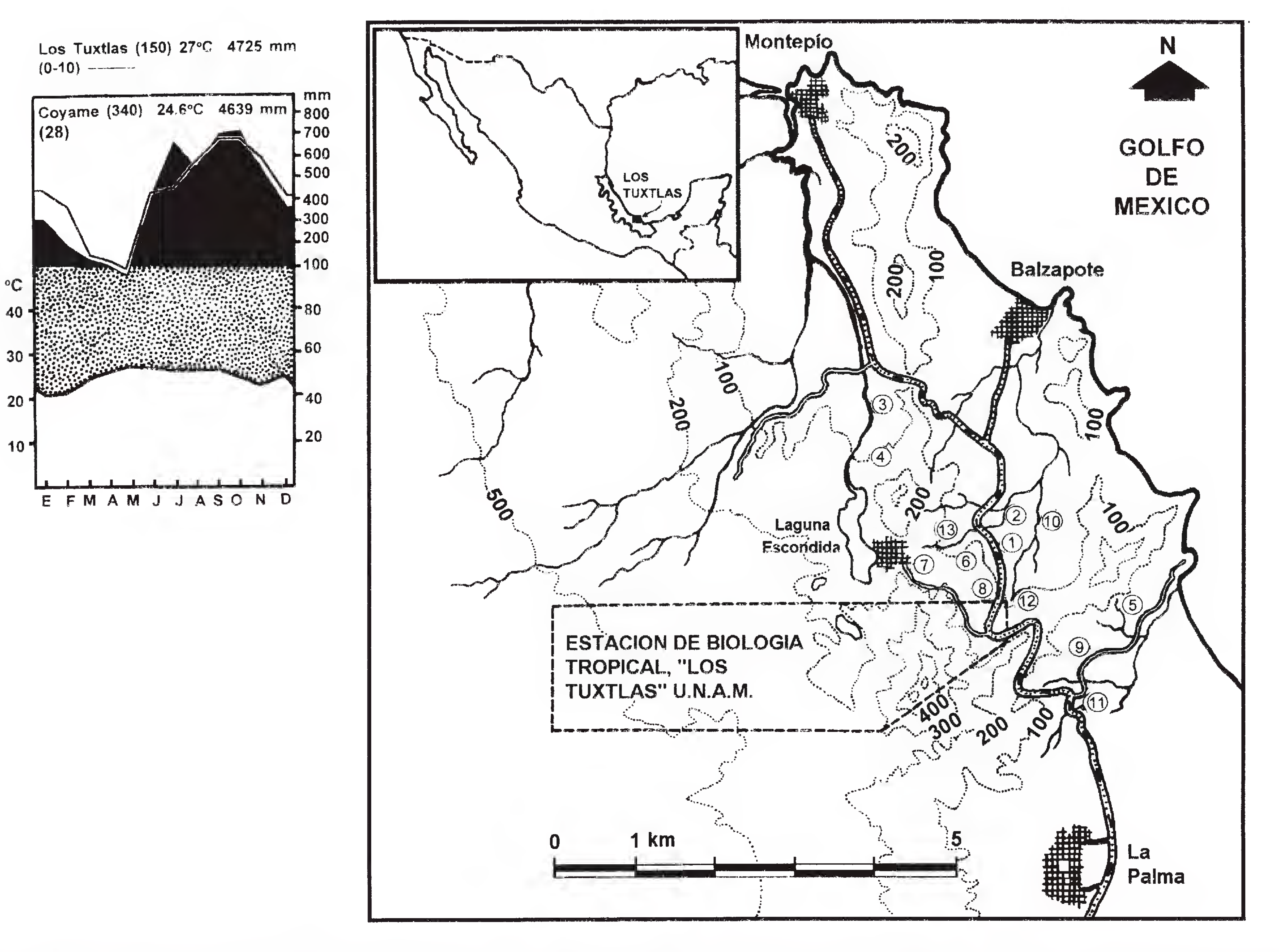



Fig. 1. Mapa de la zona y localización de los trece potreros. Se muestra el climograma de la estación Coyame (17 km al sur del sitio de estudio), incluyendo la precipitación mensual de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" de la Universidad Nacional Autónoma de México (línea). Se indica para cada estación su altitud, temperatura media, precipitación total anual y años de registro.

Cuadro 1. Características de los trece potreros (ver mapa en la Fig. 1). Las letras indican para cada potrero: (A) dominancia del pasto nativo (*Paspalum*), (B) dominancia del pasto africano (*Cynodon*), (C) ambos pastos en el mismo potrero pero formando parches distintos, (D) ambos pastos creciendo juntos en el mismo parche compartiendo la dominancia.

| Clave en mapa | Localización (poblado) | Tamaño (has) | Número de árboles aislados (individuos/especies) | Densidad árboles (por ha) | Dominancia pastos |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Balzapote | 1.6 | 12/9 | 7.5 | A |
| 2 | Balzapote | 6.6 | 37/15 | 5.6 | A |
| 3 | Balzapote | 35.0 | 11/10 | 0.3 | A |
| 4 | Laguna Escondida | 5.2 | 18/10 | 3.5 | D,A |
| 5 | Playa Escondida | 4.5 | 7/6 | 1.5 | A |
| 6 | Balzapote | 5.0 | 14/10 | 2.8 | A |
| 7 | Laguna Escondida | 4.0 | 18/9 | 4.5 | D,B |
| 8 | Balzapote | 1.1 | 31/19 | 28.5 | B |
| 9 | Playa Escondida | 3.5 | 23/11 | 6.6 | D,B |
| 10 | Balzapote | 2.5 | 11/7 | 4.4 | D,B |
| 11 | Playa Escondida | 1.1 | 43/15 | 39.1 | D,B |
| 12 | Balzapote | 2.3 | 19/15 | 8.3 | C |
| 13 | Balzapote | 9.0 | 21/17 | 2.3 | D,A |
| | | 81.4 | 265/57 | | |

El muestreo de la vegetación se realizó con cuadros de 2 x 2 m, estimando la cobertura de las especies incluidas en cada uno mediante una escala numérica de 1 a 4 : <25%, 26-50%, 51-75% y >76%, respectivamente. Se establecieron tres posiciones de muestreo por árbol; uno bajo la copa, cerca del tronco (llamado de aquí en adelante cuadro de copa); uno bajo el borde o perímetro de la corona del árbol (cuadro de perímetro); y uno en el pastizal, a 5 metros del cuadro de borde (cuadro de pastizal). Los tres cuadros se colocaron en línea recta, evitando la sombra de otros árboles vecinos. El número total de cuadros fue de 150.

## Análisis de datos

Para analizar la estructura y las tendencias de la vegetación se usaron métodos multivariados de clasificación (análisis de especies indicadoras de dos vías, mediante el programa TWINSPAN: Hill, 1979a) y de ordenamiento (análisis de correspondencia sin tendencias mediante el programa DECORANA: Hill, 1979b; Hill y Gauch, 1980). La escala de valores utilizada para estimar la cobertura de las especies (1 a 4), permitió obtener rápidamente datos cuantitativos y al mismo tiempo manejar diferentes formas de crecimiento, aunque se perdió precisión para las especies menos abundantes. Se compararon los datos de riqueza, composición florística, estructura de la vegetación y tipos de especies (filiación, forma de crecimiento, modo de dispersión, etc.) de cada cuadro, entre posiciones de muestreo y entre los potreros. Los valores que se presentan son promedios y desviaciones estándar.

La asignación de cada planta con respecto a su forma de crecimiento así como a su filiación o tipología se basó en datos de campo, de herbario y bibliográficos. En cuanto al modo de dispersión se definieron cuatro categorías (ver Apéndice 2), con base en la morfología del fruto o diáspora así como en observaciones de campo. En el caso de las plantas con frutos carnosos, se destaca como una clase particular a aquellas que pueden ser dispersadas por aves y/o murciélagos frugívoros (aunque no sean sus únicos agentes), debido a que en los potreros éstos son sus más importantes vectores (Guevara y Laborde, 1993). Aquellas especies que exclusivamente son diseminadas por vertebrados no-voladores (roedores, primates, marsupiales, etc.) se agruparon con otros modos de dispersión como la gravedad, explosión de paredes del fruto, etc.

La nomenclatura de las especies se basa en Ibarra-Manríquez y Sinaca (1987) y Sosa y Gómez-Pompa (1994). Cabe aclarar que bajo el nombre *Paspalum conjugatum* quedaron incluidos otros taxa del género *Paspalum* que en el momento del muestreo se encontraban en estado vegetativo y que por lo tanto no pudieron ser distinguidos; debido a que *P. conjugatum* es la especie más abundante, las otras se incluyeron bajo esta denominación. Además, el árbol *Ficus yoponensis*, se había citado en estudios anteriores (Guevara et al., 1992; Guevara y Laborde, 1993) como *F. insipida* Willd.

## RESULTADOS

### Inventario de árboles aislados de los potreros

Se registraron 265 árboles adultos aislados en los trece potreros, pertenecientes a 57 especies y 26 familias (Apéndice 1). Las familias con mayor número de especies fueron: Leguminosae (12), Moraceae (6), Sapotaceae (4), Meliaceae, Bombacaceae y Apocynaceae (3 cada una). La densidad de árboles aislados es muy variable entre los potreros (de 0.3 a 39 árboles $ha^{-1}$), la mayoría con 3 a 8 árboles $ha^{-1}$ (Cuadro 1).

Las especies más frecuentes (registradas en siete o más potreros) fueron: *Nectandra ambigens*, *Ficus yoponensis*, *Brosimum alicastrum*, *Ampelocera hottlei*, *Bursera simaruba*, *Spondias radlkoferi* y *Zanthoxylum kellermanii*. Las que contaron con mayor número de individuos (9 o más) fueron, además de las listadas arriba, *Cedrela odorata*, *Poulsenia armata*, *Robinsonella mirandae* y *Ficus colubrinae* (Apéndice 1).

De las 57 especies arbóreas registradas, 61% se encuentran en la selva madura, 25% son de vegetación secundaria tardía, 11% son colonizadoras de claros y 3% no tienen una filiación clara. Dos terceras partes de estas especies (38) son dispersadas por aves y/o murciélagos frugívoros (aunque no exclusivamente, ver Metodología).

### Flora de los potreros

La lista florística de los cuadros muestreados comprende un total de 229 especies, pertenecientes a 72 familias (Apéndice 2). Predominan las Leguminosae (22 especies), Compositae (16), Euphorbiaceae (14), Rubiaceae (11), Solanaceae (11), Araceae (10) y Gramineae (9). Las familias con mayor cobertura son las gramíneas en primer lugar y las leguminosas en segundo; en todos los cuadros se registró al menos un representante de

cada una de ellas. Otras que resaltan porque sus especies son de selva, son Moraceae (6 especies arbóreas), Lauraceae (4 arbóreas) y Piperaceae (4 arbustivas, 1 arbórea y 1 epífita).

Las formas de crecimiento son: hierbas (80 especies), epífitas y hemiepífitas (8), trepadoras herbáceas y leñosas (40), arbustos (21) y árboles (79). Treinta y ocho morfoespecies no pudieron ser identificadas y no se incluyeron en estos cálculos.

Del total de especies registradas, 46% (105) crecen comúnmente en la selva, 21% (48) son de la vegetación secundaria o características de campos abandonados (26 de ellas también se encuentran en claros de selva), 32% (74) crecen en veredas o campos de cultivo (marcadas con: P, S y R, respectivamente en el Apéndice 2) y dos son cultivadas. Sin embargo, las especies de selva son poco frecuentes, ya que 94 de las 105 registradas aparecieron en menos de 10 de los 150 cuadros, en comparación con las especies ruderales, de las cuales una tercera parte (26 de 74) se registraron en 10 o más cuadros.

En cuanto al modo de dispersión, 115 especies pueden ser transportadas por aves o murciélagos frugívoros, 39 por viento (anemócoras), 8 tienen ganchos u otras estructuras en sus diásporas que se adhieren al pelo o plumas de animales (epizoócoras) o al hombre, y el resto (67) son diseminadas por mecanismos diversos tales como gravedad, explosión de las paredes del fruto, hormigas, exclusivamente por vertebrados no-voladores, etc., o no presentan un síndrome de dispersión evidente. Las ocho especies epizoócoras fueron registradas en 10 o más cuadros y cinco de ellas en más de 30, situación que contrasta con las bajas frecuencias relativas de las anemócoras y las dispersadas por aves o murciélagos frugívoros (Apéndice 2).

## Clasificación

La clasificación con TWINSPAN produjo siete conjuntos florísticos. El primer nivel de división separó claramente a dos grupos, uno formado por los cuadros del perímetro y pastizal y el otro por los de copa. En el Cuadro 2 se muestran los conjuntos florísticos, señalando las especies indicadoras de cada conjunto, mismos que se describen a continuación.

**Grupo I: PASTIZALES.** Incluye los cuadros del perímetro y del pastizal (4 conjuntos florísticos y 99 cuadros). Estos conjuntos se caracterizan por valores altos tanto de frecuencia como de cobertura de gramíneas, otras hierbas y algunos arbustos. La mayoría son plantas de amplia distribución geográfica, comunes en pastizales tropicales de otras regiones. El número de especies por cuadro en estos conjuntos osciló entre 3 y 19, con un promedio inferior a 12 (Cuadro 2). Las hierbas y los arbustos fueron las formas de crecimiento predominantes.

CONJUNTO FLORISTICO 1. Está formado por sólo 4 cuadros de pastizal, dominados por arbustos; *Solanum rudepanum* y *Piper hispidum*; la gramínea principal es *Paspalum conjugatum*. Las especies *Acalypha diversifolia* (arbusto) y *Lantana camara* (hierba) al parecer impalatables para el ganado, aparecen con valores de cobertura altos. Tanto el número total de especies (25) como el número promedio por cuadro (8.8 ± 3.7) es bajo. Sólo diez especies en este conjunto son leñosas.

CONJUNTO FLORISTICO 2. Está formado por 24 cuadros, principalmente del perímetro y pastizal, y solamente 2 de copa. Las especies dominantes por su frecuencia y cobertura son *Piper hispidum*, *Hyptis mutabilis* y las gramíneas *Paspalum conjugatum* y *Cynodon plectostachyus*. Otras con alta frecuencia y cobertura moderada son *Panicum frondescens*, *Melothria pendula* y *Syngonium podophyllum*. Algunos de los cuadros de este conjunto tienen estructura arbustiva, formando agrupaciones de matorrales dispersos rodeados por herbáceas. El conjunto posee un total de 83 especies con un promedio de 11.3 (± 4.1) por cuadro; 36 son leñosas, de las cuales más de la mitad (19) son arbóreas.

CONJUNTO FLORISTICO 3. Formado por 26 cuadros en los que el pasto *Cynodon plectostachyus* alcanza valores de cobertura superiores a 75%. Le siguen en importancia (por su cobertura y frecuencia) *Paspalum conjugatum*, *Mimosa pudica* e *Hyptis mutabilis*. Menos frecuentes son *Desmodium* sp., *Sida rhombifolia* y *Blechum brownei*. Este conjunto caracteriza a los potreros cultivados de *C. plectostachyus* ("estrella de Africa"), e incluye cuadros del perímetro y del pastizal y solamente dos son de copa. Es uno de los conjuntos con menor número de especies (57), de las cuales sólo 16 son leñosas. La riqueza promedio por cuadro es de 9.9 (± 2.6), con una media de 1.0 (± 1.3) especies leñosas (una desviación estándar tan alta con respecto a la media, refleja el hecho de que en muchos cuadros sólo aparecían plantas herbáceas). Unicamente 12 especies se registraron en más del 25% de los cuadros que integran este conjunto.

Cuadro 2. Síntesis de los siete conjuntos florísticos resultantes de la clasificación (TWINSPAN), mostrando las especies más importantes en su formación. Se indica su cobertura (%) por conjunto (* = <1%) y frecuencia absoluta. Las especies indicadoras de cada conjunto se destacan en negro y otras que separan agrupaciones mayores se enmarcan. Los datos de riqueza se resumen por conjunto y forma de crecimiento.

| | GRUPO I | | | | GRUPO II | | | Frec. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Conjunto TWINSPAN** | **1** | **2** | **3** | **4** | **5** | **6** | **7** | abs. |
| (Número de cuadros) | (4) | (24) | (26) | (45) | (25) | (21) | (5) | (150) |
| *Paspalum conjugatum* | 43.8 | 49.0 | 43.3 | 81.2 | 49.0 | 23.8 | 55.0 | 114 |
| *Hyptis mutabilis* | 12.5 | 34.3 | 30.7 | 43.8 | 15.0 | 13.1 | - | 96 |
| *Phyllanthus compressus* | 6.2 | 14.6 | 13.5 | 12.8 | 4.0 | 3.6 | 5.0 | 59 |
| *Solanum rudepanum* | 43.8 | 3.1 | 11.5 | 10.6 | 4.0 | 1.2 | - | 33 |
| *Lantana camara* | 18.8 | - | 1.9 | 1.1 | - | - | - | 5 |
| *Hyptis atrorubens* | 12.5 | * | - | * | - | - | 15.0 | 6 |
| *Piper hispidum* | 24.9 | 24.0 | * | 2.2 | 7.0 | 20.3 | 10.0 | 47 |
| *Melothria pendula* | 6.3 | 15.6 | 3.8 | 2.8 | 5.0 | 3.6 | 10.0 | 35 |
| *Panicum frondescens* | - | 16.6 | 8.7 | 7.2 | 6.0 | 16.6 | 5.0 | 48 |
| *Cynodon plectostachyus* | - | 42.7 | 73.1 | - | - | 4.6 | 15.0 | 43 |
| *Desmodium* sp. | 6.3 | 4.2 | 19.3 | 13.9 | 7.0 | 6.0 | 10.0 | 61 |
| *Sida rhombifolia* | - | 3.1 | 12.5 | 16.7 | 4.0 | 2.4 | - | 44 |
| *Mimosa pudica* | - | 3.1 | 38.5 | 38.9 | 4.0 | 2.4 | - | 59 |
| *Rhynchospora radicans* | - | 5.2 | 9.5 | 18.9 | 18.0 | 6.0 | - | 64 |
| *Panicum pilosum* | 6.3 | 2.1 | 1.9 | 12.8 | 6.0 | 1.2 | - | 32 |

Cuadro 2. Continuación

| | GRUPO I | | | | GRUPO II | | | Frec. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Conjunto TWINSPAN** | **1** | **2** | **3** | **4** | **5** | **6** | **7** | abs. |
| (Número de cuadros) | (4) | (24) | (26) | (45) | (25) | (21) | (5) | (150) |
| *Syngonium podophyllum* | - | 17.7 | 4.8 | 15.6 | 26.9 | 32.2 | 15.0 | 82 |
| *Acacia cornigera* | - | * | 6.8 | 7.8 | 29.0 | 11.9 | - | 53 |
| *Stemmadenia donnell-smithii* | - | - | - | * | 14.0 | 15.4 | - | 18 |
| *Monstera acuminata* | - | * | - | 1.5 | 9.0 | 8.3 | - | 15 |
| *Cupania glabra* | - | 2.1 | - | 1.1 | 9.0 | 6.0 | - | 17 |
| *Desmodium incanum* | 12.5 | 3.1 | 8.7 | 7.8 | 15.0 | 4.8 | - | 43 |
| *Tabernaemontana alba* | - | - | * | 3.3 | 11.0 | 1.2 | - | 17 |
| *Eugenia capuli* | - | - | * | 1.7 | 11.0 | 2.4 | - | 17 |
| *Pavonia schiedeana* | - | 10.4 | * | 5.6 | 14.0 | 7.1 | - | 34 |
| *Hampea nutricia* | - | * | * | - | 6.0 | 1.2 | - | 9 |
| *Psychotria limonensis* | 6.0 | - | - | * | 6.0 | 3.6 | - | 11 |
| *Parathesis psychotrioides* | - | - | - | 1.1 | 5.0 | 2.4 | - | 11 |
| *Zanthoxylum kellermanii* | - | - | - | - | 2.0 | 3.4 | - | 5 |
| *Diplazium lonchophyllum* | - | - | 2.9 | 2.8 | 4.0 | 11.9 | 15.0 | 25 |
| *Pothomorphe umbellata* | - | 7.3 | * | 1.7 | 2.0 | 7.1 | 5.0 | 18 |
| *Ipomoea phillomega* | 6.2 | 4.2 | - | * | 2.0 | 9.5 | 10.0 | 18 |
| *Forsteronia pandurata* | - | * | * | - | * | 8.3 | - | 10 |
| *Bursera simaruba* | - | * | - | * | 2.0 | 10.7 | 5.0 | 14 |
| *Pleuranthodendron lindenii* | - | - | - | - | * | 4.8 | - | 8 |
| *Rollinia jimenezii* | - | * | - | * | 3.0 | 5.9 | - | 10 |
| *Rinorea guatemalensis* | - | - | - | 1.1 | 2.0 | 5.9 | | 9 |
| *Cymbopetalum baillonii* | - | - | - | - | 2.0 | 4.8 | - | 6 |
| *Myriocarpa longipes* | - | * | - | - | * | 6.0 | 10.0 | 9 |
| *Eupatorium* sp. (2) | - | - | 1.9 | * | - | - | 20.0 | 7 |
| *Melampodium divaricatum* | - | - | * | 2.8 | - | 1.2 | 25.0 | 8 |
| *Acalypha diversifolia* | 12.5 | 4.2 | - | 1.1 | 6.0 | 8.3 | 45.0 | 24 |
| **RESUMEN POR CONJUNTO** | **1** | **2** | **3** | **4** | **5** | **6** | **7** | TOTS. |
| No. de especies por cuadro (d.e.) | | | | | | | | |
| **ARBOLES** | **1.7** | **1.7** | **0.5** | **1.1** | **6.0** | **6.0** | **1.6** | **79** |
| | (0.8) | (1.4) | (0.9) | (1.4) | (2.6) | (2.7) | (0.5) | |
| **ARBUSTOS** | **2.0** | **0.8** | **0.3** | **0.9** | **1.5** | **1.8** | **1.8** | **21** |
| | (1.0) | (0.9) | (0.5) | (0.8) | (1.2) | (1.4) | (0.8) | |
| **TREPADORAS** | **0.5** | **0.6** | **0.2** | **0.2** | **0.6** | **2.0** | **1.0** | **40** |
| | (0.5) | (0.8) | (0.5) | (0.4) | (0.7) | (0.3) | (0.9) | |
| **HERBACEAS** | **4.5** | **8.2** | **8.9** | **9.8** | **8.7** | **8.6** | **10.4** | **89** |
| incluyendo hemiepífitas | (2.7) | (2.8) | (2.4) | (3.1) | (3.1) | (3.5) | (2.9) | |
| **RIQUEZA TOTAL** | **25** | **83** | **57** | **100** | **133** | **132** | **38** | **229** |
| **Promedio/cuadro** | **8.8** | **11.3** | **9.9** | **11.9** | **16.8** | **18.3** | **14.8** | **13.2** |
| (d.e.) | (3.7) | (4.1) | (2.6) | (3.7) | (4.8) | (4.8) | (3.3) | (5.0) |

CONJUNTO FLORISTICO 4. Está formado por 45 cuadros y constituye un conjunto rico, con un promedio de 11.9 (± 3.7) especies por cuadro; 15 especies están presentes en más del 25% de los cuadros. *Paspalum conjugatum* es dominante y el conjunto representa los pastizales nativos inducidos, denominados localmente 'gramas'. Las leguminosas *Mimosa pudica* y *Desmodium* sp. aparecen en más de la mitad de los cuadros, con valores de cobertura relativamente altos, al igual que las hierbas *Hyptis mutabilis* y *Sida rhombifolia*. Otras plantas con valores de cobertura bajos son *Panicum pilosum* y *Syngonium podophyllum*. De las 100 especies incluidas en este conjunto, 44 son leñosas, algunas de las cuales son relativamente abundantes, como *Solanum rudepanum* y *Acacia cornigera*.

**Grupo II: COPA.** Incluye a los conjuntos 5, 6 y 7, con un total de 51 cuadros. Aquí se agrupan los cuadros más ricos, con promedios superiores a 14 especies por unidad de muestreo (intervalo de 7 a 30). Es característica la mezcla de plantas herbáceas (incluyendo gramíneas) con leñosas, así como la virtual ausencia de *Cynodon plectostachyus* (independientemente del tipo de potrero involucrado). La riqueza de árboles y arbustos es claramente mayor a la de los conjuntos del grupo anterior, aunque las especies con estas formas de crecimiento tengan valores de cobertura y frecuencia relativamente bajos (<30% en cada conjunto). La mayoría de los árboles registrados son individuos jóvenes o plántulas.

CONJUNTO FLORISTICO 5. Está formado por 25 cuadros; 22 son de copa tanto de *Ficus* spp. como de *Nectandra ambigens* y sólo 3 son del perímetro. Incluye 133 especies de las cuales 81 son leñosas, 53 de ellas árboles. *Paspalum conjugatum*, *Syngonium podophyllum* y *Acacia cornigera* están presentes en casi todos los cuadros (frecuencia >70%), con altas coberturas. *Desmodium incanum*, *Hyptis mutabilis* y *Pavonia schiedeana* son muy frecuentes (40 a 48% de los cuadros), con valores de cobertura relativamente bajos. Entre los árboles y arbustos más frecuentes (>30%) destacan *Tabernaemontana alba*, *Eugenia capuli*, *Cupania glabra* y *Stemmadenia donnell-smithii*. Otras plantas leñosas presentes con menor asiduidad, que contribuyen a la riqueza de este conjunto son: *Hampea nutricia*, *Nectandra ambigens*, *Psychotria limonensis* y *Piper sanctum*. La trepadora *Monstera acuminata*, común dentro de la selva, también aparece en algunos de los cuadros (24%). La riqueza total, así como la promedio por cuadro (16.8 ± 4.8), son muy altas. El promedio del número de especies arbóreas por cuadro en este conjunto florístico (6.0 ±2.6), así como el del siguiente (No. 6) están muy por encima del de los restantes.

CONJUNTO FLORISTICO 6. Agrupa 21 cuadros, 19 son de copa tanto de *Ficus* spp. como de *Nectandra ambigens*, y 2 corresponden al perímetro. *Syngonium podophyllum* y *Piper hispidum* son muy frecuentes (>60% de los cuadros) con valores de cobertura altos, *Panicum frondescens* aparece también con una alta frecuencia (52%) pero con menor cobertura. *Paspalum conjugatum* e *Hyptis mutabilis* están en más de la tercera parte de los cuadros, pero con muy baja cobertura en comparación con los conjuntos del pastizal (1 a 4). Los árboles *Stemmadenia donnell-smithii*, *Bursera simaruba* y *Acacia cornigera* y el helecho *Diplazium lonchophyllum*, tienen frecuencias relativamente altas (>40%). Otras especies registradas en más del 20% de los cuadros son: los árboles *Cymbopetalum baillonii*, *Rinorea guatemalensis* y *Rollinia jimenezii*; los arbustos *Urera caracasana*, *Myriocarpa longipes* y *Siparuna andina*; la trepadora leñosa *Forsteronia pandurata* (común en la selva); y las trepadoras herbáceas *Ipomoea phillomega* y *Plukenetia volubilis*. Al igual que el conjunto anterior, éste tiene una gran riqueza (132 especies, 48 de ellas arbóreas),

con una media de 18.3 (± 4.8) especies por cuadro (intervalo de 8 a 30). En este conjunto se alcanza el valor promedio más alto de leñosas (9.8 ± 3.7) por unidad de muestreo.

CONJUNTO FLORISTICO 7. Este pequeño conjunto está integrado por 5 cuadros (2 de copa, 2 de perímetro y 1 de pastizal), provenientes de dos árboles de *Ficus yoponensis* ubicados en un mismo potrero. Está dominado por el arbusto secundario *Acalypha diversifolia* y las hierbas ruderales *Eupatorium* sp. 2 y *Melampodium divaricatum*. El número total de especies es 38, de las cuales únicamente 14 son leñosas. La riqueza promedio por cuadro (14.8 ± 3.3), es la más baja de los conjuntos del Grupo II, aunque sigue siendo más alta que el de los correspondientes al Grupo I.

Ordenamiento

Los resultados del ordenamiento se graficaron en la figura 2 (a y b). El arreglo de los cuadros sobre el eje horizontal (eje 1) muestra claramente que los correspondientes al pastizal y al perímetro tienen valores bajos, mientras que los de copa los tienen altos (Fig. 2a). Hay una mayor riqueza de especies por cuadro hacia la derecha del eje 1, debida al aumento del número de especies leñosas (la mayoría de ellas pueden ser dispersadas por aves o murciélagos frugívoros). Hacia el extremo derecho también se encuentran los cuadros agrupados en los conjuntos florísticos 5, 6 y 7 (Fig. 2b) de la clasificación, incluidos en el Grupo II (de copa).

Sobre el eje vertical (eje 2), tenemos que los cuadros localizados en parches claramente dominados por *Paspalum conjugatum* (grama) tienen valores altos y los dominados por *Cynodon plectostachyus* (estrella) valores muy bajos (Fig. 2b); mientras que los ubicados en parches con una dominancia mixta de ambos pastos se encuentran al centro y hacia abajo de este eje. Lo anterior es muy claro para los cuadros del pastizal y del perímetro; sin embargo, en los de copa existe un mayor número de especies y la dominancia de estas gramíneas no es tan clara (por ello, en la figura 2b no hay indicación del pasto dominante para los cuadros de copa).

El valor sobre el eje 1 de cada cuadro (obtenido mediante el programa DECORANA y de aquí en adelante llamado valor-DCA) produjo una regresión positiva y significativa ($t=18.7$, $p<0.001$, g.l.= 148) con el número de especies leñosas. Es decir, a mayor riqueza de leñosas en el cuadro, mayor será su valor-DCA sobre dicho eje. Tal relación se muestra en el siguiente modelo de regresión simple:

$$[\text{Valor-DCA, eje 1}] = 77.3 + 18.8(\mathbf{x})$$

Donde: **x** = número de especies leñosas por cuadro.

Esta ecuación explica 70% de la variación en los valores-DCA a lo largo del eje 1 ($R^2 = 0.70$). Los valores-DCA sobre el eje 1 también tuvieron una regresión positiva y significativa ($t=15.7$, $p<0.05$, g.l.=148) con el número de especies dispersadas por aves y/o murciélagos frugívoros en cada cuadro; sin embargo, dicha variable explica solamente 63% de la variación. Otros conteos por cuadro, como son: el número de especies herbáceas, trepadoras, anemócoras, epizoócoras, etc., no tuvieron relación alguna con el gradiente o variación a lo largo de este eje.

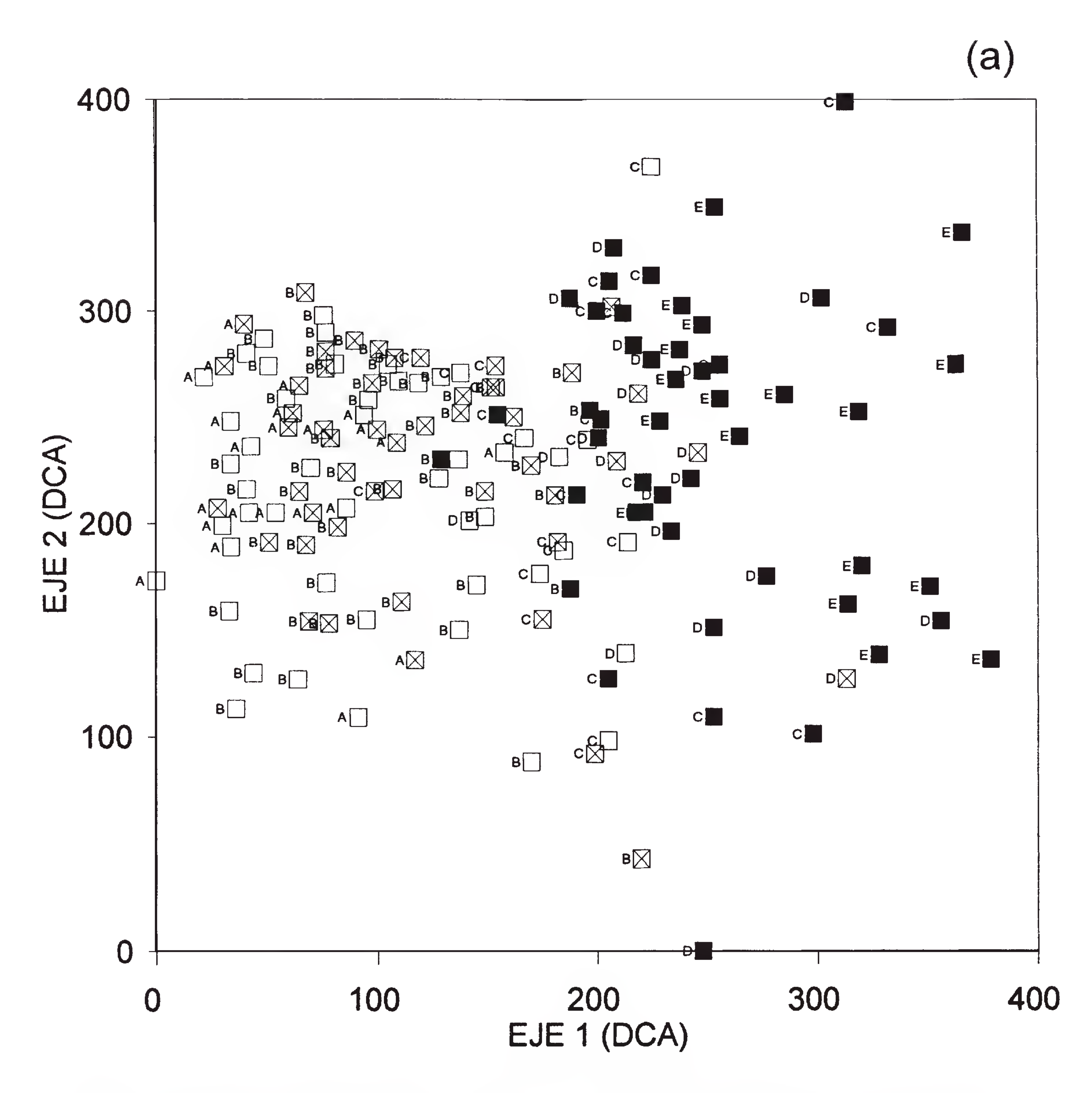



Fig. 2a. Ordenamiento de los cuadros, se indica su posición; cuadros de copa(■), perímetro(⊠) o pastizal(□) y número de especies leñosas; 0(A), 1-3(B), 4-6(C), 7-9(D) o más de 10(E).

## DISCUSION

Los potreros estudiados tienen una vegetación con estructura compleja y una alta riqueza florística, así como una gran variedad de formas de crecimiento y mecanismos de dispersión (Apéndice 2). Su riqueza (229 especies en 600 m²) resalta al compararse con la indicada para distintas sabanas neotropicales, p. ej. 306 especies registradas en un área de 150,000 km² en Colombia, 555 en 250,000 km² en Venezuela, 272 en 3,000 km² en Surinam y 237 en 50 km² al NW de Sao Paulo, 431 en 12,000 km² en Rupununi, 136 en

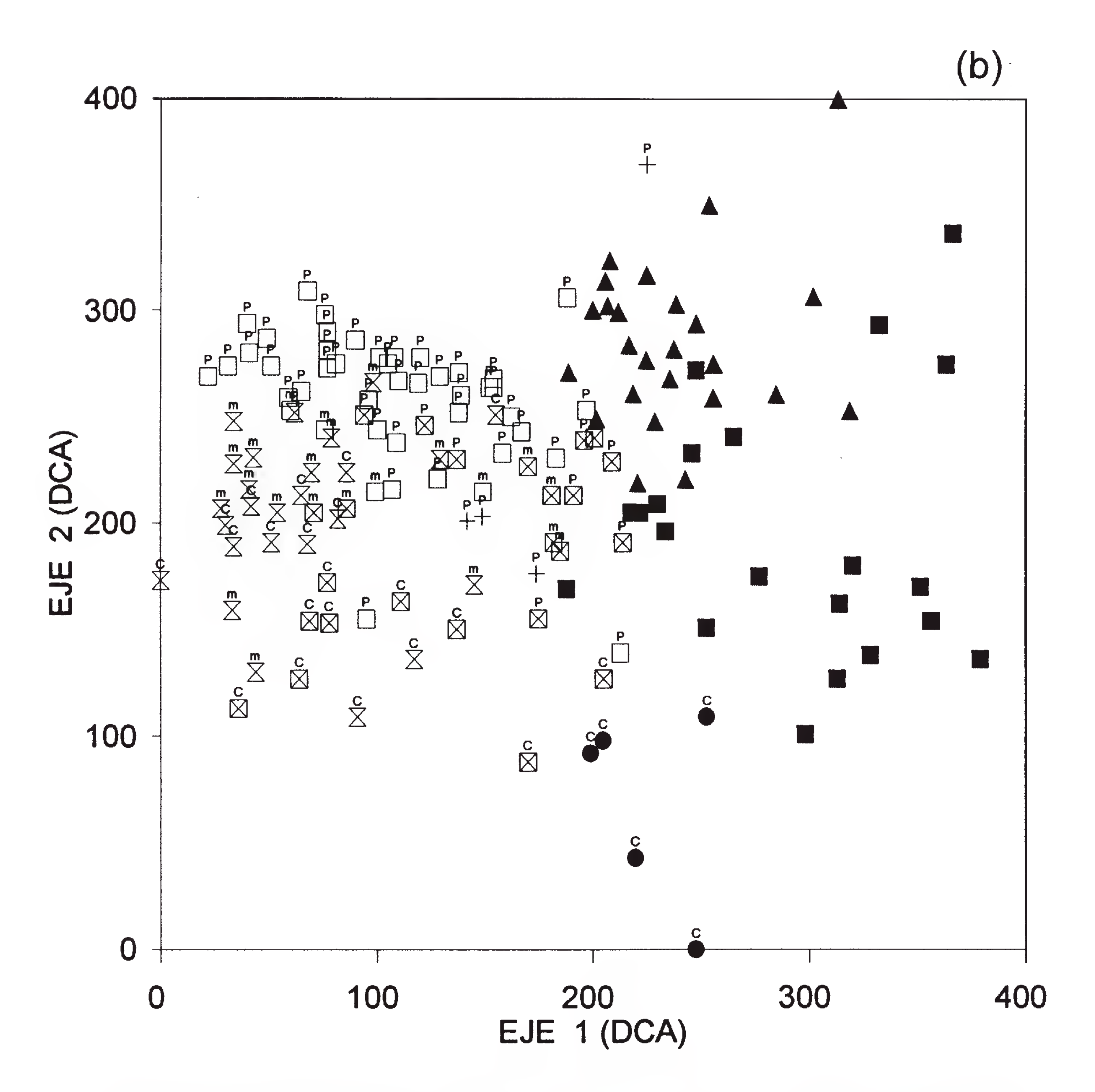



Fig. 2b. Ordenamiento de los cuadros, se indica el conjunto florístico de la clasificación (TWINSPAN); 1(+), 2(⊠), 3(⧖), 4(□), 5(A), 6(■), o 7(●) y el pasto dominante; *Paspalum* (P), *Cynodon* (C) o mixto (m), únicamente para los cuadros del perímetro y pastizal.

40,000 km² en Río Branco, estos tres últimos sitios en Brasil (Sarmiento, 1983). Desafortunadamente no podemos comparar con otros estudios similares de potreros en zonas anteriormente cubiertas por selvas húmedas neotropicales.

La riqueza florística y estructura de la vegetación de los potreros está estrechamente relacionada con la frecuencia y abundancia de árboles en ellos. En el caso de "Balzapote", "Laguna Escondida" y "La Palma" los árboles remanentes de selva son muy abundantes; distribuidos a lo largo de los corredores riparios, las cercas "vivas" y aun como individuos

aislados. Sin embargo, otros potreros de la región de Los Tuxtlas, del trópico húmedo mexicano y del neotrópico en general, suelen estar casi desprovistos de árboles. Su presencia en los predios parece ser un vestigio de prácticas agrícolas tradicionales (Guevara, 1986); por tal razón, en sitios con antecedentes recientes de este tipo, los potreros están profusamente arbolados. La identidad, así como la densidad de árboles remanentes en los predios, obedece a criterios selectivos del agricultor o ganadero, a partir de la composición y densidad de la selva original. Actualmente tienen uso como fuente de sombra, de frutos comestibles y de leña o madera (Guevara et al., 1986, 1992).

Aunque los potreros estudiados tienen un cuantioso arbolado, es claro que el número de cuadros de copa vs. el de sitios abiertos no guarda la proporción real con la extensión de cada una de estas unidades de muestreo, la mayor superficie es de áreas descubiertas; de hecho, es probable que existan elementos de variabilidad en el pastizal abierto que estuvieron sub-representados. Sin embargo, decidimos integrar los sitios más contrastantes, resaltando la heterogeneidad florística de los potreros. A pesar de lo anterior, cabe señalar que al incrementar el número de cuadros de copa se esperaría un aumento en riqueza mucho mayor, que al hacerlo con los del pastizal abierto.

La vegetación bajo la copa de los árboles aislados es muy diferente en estructura y composición de la de sitios cercanos, aun tan próximos como el perímetro, la cual tiene mayor relación florística con el pastizal abierto. Existe un aumento en complejidad partiendo de las áreas descubiertas hacia los sitios bajo la copa de los árboles, dado por el incremento en riqueza, en particular de especies leñosas (en su mayoría arbóreas) dispersadas principalmente por aves o murciélagos frugívoros. Los rompimientos de la composición florística y estructura de la vegetación (Grupos I y II, Cuadro 2), son provocados por los cambios microclimáticos y edáficos ocasionados por los árboles aislados y por la concurrencia de vertebrados frugívoros voladores, quienes al perchar en su copa dejan caer semillas ingeridas previamente en los alrededores (Guevara y Laborde, 1993). Las condiciones para la germinación y establecimiento de las plantas, así como la disponibilidad de propágulos bajo la copa de los árboles, difieren fuertemente de las encontradas en sitios abiertos, explicando las diferencias en la vegetación (Guevara et al., 1986, 1992).

Desde el punto de vista de la clasificación, los conjuntos florísticos dominados por *Paspalum conjugatum*, por *Cynodon plectostachyus* y por *P. conjugatum* + *C. plectostachyus* + *Piper hispidum* + *Hyptis mutabilis* (Conjuntos 4, 3 y 2, respectivamente), pueden considerarse agrupaciones florísticas típicas de los potreros cálido-húmedos. Por lo que se refiere a la vegetación que crece bajo la copa de los árboles aislados, su característica principal es la presencia de un alto número de especies, sobre todo arbóreas, con valores de cobertura y frecuencia muy bajos, lo cual impide detectar grupos florísticos particulares. Más bien, se trata de agrupaciones ricas en plantas leñosas, cuya variabilidad florística dependerá esencialmente del comportamiento de dispersores frugívoros y deposición de semillas en estos sitios, así como de la localización de las fuentes de propágulos, lo cual diferencia a cada uno de los cuadros (Guevara et al., 1992; Guevara y Laborde, 1993). Es por ello que los conjuntos florísticos correspondientes a la vegetación de copa (conjuntos 5 y 6) son muy heterogéneos.

Lo anterior no quita validez a los resultados de clasificación obtenidos. La importancia fundamental de este análisis radica, más que en el establecimiento de asociaciones florísticas, en la identificación de los atributos que caracterizan la heterogeneidad de la vegetación de los potreros, es decir, la variabilidad en formas de crecimiento, en meca-

nismos de dispersión y en riqueza total entre las distintas posiciones de muestreo (copa, perímetro y pastizal).

El manejo local de los potreros y las prácticas empleadas para su establecimiento influyen directamente sobre su composición florística. En este estudio se detectaron dos tipos claramente diferentes: los cultivados (conjunto 3, de la clasificación) dominados por *Cynodon plectostachyus*, con valores relativamente menores de *Paspalum conjugatum*, y los nativos o gramas (conjunto 4) dominados por *P. conjugatum*, donde *C. plectostachyus* está ausente por completo. *C. plectostachyus* es un pasto africano introducido en la zona alrededor de los años 70's y propagado vegetativamente por medio de la siembra de estolones (Martínez, 1980; Rzedowski y Calderón, 1990). Parece que esta especie es particularmente sensible a la sombra, por lo que su presencia en los cuadros de copa es mínima o nula, lo mismo sucede cuando la cobertura de arbustos aumenta en el pastizal (conjuntos 1 y 2). Además, los potreros de *C. plectostachyus* sobrepastoreados tienden a ser invadidos por pastos nativos (Martínez, 1980), dando lugar a una situación de dominancia compartida o mixta entre ambos tipos de pastos (conjunto 2). Los potreros de grama son más ricos en especies que los cultivados, particularmente en pequeñas leguminosas que crecen mezcladas con las gramíneas nativas dominantes. Debido a la fijación de nitrógeno por leguminosas, las gramas podrían ser más estables a largo plazo que los potreros cultivados (Williams, 1967; Whiteman, 1980).

El forrajeo selectivo del ganado también influye en la composición florística de los potreros. Algunas de las especies frecuentes y abundantes no son apetecibles por estar protegidas por espinas (*Acacia cornigera*, *Solanum rudepanum*, *Mimosa pudica*) o tener látex deterrente (*Phyllanthus compressus*, *Sapium nitidum*, *Asclepias curassavica*, *Stemmadenia donnell-smithii*, *Tabernaemontana* spp.). Numerosos taxa de Solanaceae, Euphorbiaceae y Compositae han sido señalados como poco palatables y aun tóxicos para los bovinos (Havard-Duclos, 1968), dichas familias están bien representadas en los potreros estudiados. Otro efecto importante del ganado en la vegetación es su acción como dispersor de semillas. Las vacas no sólo diseminan las que quedan adheridas sobre su pelaje (epizoócoras), sino que además dispersan gramíneas al ingerir sus panículas junto con el follaje (Janzen, 1984), y a ciertas especies leñosas al ingerir sus frutos (Cházaro, 1977), así las semillas son concentradas y depositadas posteriormente con las heces, en sitios puntuales.

El chapeo (con machete) o la aspersión de herbicida, que en la zona de estudio se realizan al menos una vez al año (Martínez, 1980), son prácticas que agotan rápidamente el banco de semillas de especies leñosas así como el rebrote de tocones y raíces (Uhl et al., 1988). Considerando la edad de los potreros estudiados (5 a 30 años), la intensidad y frecuencia de los chapeos y aplicación de herbicidas, podemos suponer que la mayoría de las plántulas de las especies leñosas (especialmente las arbóreas) encontradas en los potreros, provienen de semillas producidas en remanentes forestales cercanos. Las especies herbáceas también son fuertemente afectadas por este manejo, sin embargo, escapan más fácilmente a tal perturbación, sobre todo las ruderales.

La vegetación de los potreros estudiados está integrada por elementos herbáceos, arbustivos y arbóreos, cuyos mecanismos de perennación o mantenimiento en ellos podrían dividirse en internos y externos, con base en la localización de sus fuentes de propágulos. En el primer caso, son cruciales aquellas características del ciclo de vida que permiten a las especies sobrevivir a los frecuentes chapeos o a la aspersión de herbicidas, así como tolerar la acción del ganado (forrajeo y pisoteo) para llegar a reproducirse (*in situ*), mientras

que en el segundo caso las especies involucradas dependen de la inmigración desde fuentes de propágulos cercanas hacia micrositios con condiciones adecuadas para su establecimiento. Por lo tanto, la composición florística de los potreros depende fuertemente del manejo, de la acción del ganado y palatabilidad de las especies, así como de las condiciones microambientales (p.ej. luz-sombra) presentes y de la disponibilidad de especies. Esta última se incrementa en los potreros, por la presencia de sitios de deposición de semillas (árboles aislados) y su variabilidad depende de la localización y composición de fuentes de propágulos vecinas (comunidades vegetales adyacentes).

## AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a Guillermo Ibarra-Manríquez y Santiago Sinaca por la ayuda en la identificación del material, así como a dos revisores anónimos por su sensible contribución al mejoramiento del manuscrito. Este estudio fue financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT-0239N9107), la Dirección General de Investigación y Superación Académica, Secretaría de Educación Pública (SEP-91.03.09.014.1037) y UNESCO (904-50).

## LITERATURA CITADA

Almeida, M. R. 1981. Productividad primaria de tres praderas de especies tropicales: pará (*Brachiaria mutica*), grama amarga (*Paspalum conjugatum*) y pangola (*Digitaria decumbens*). Bol. Soc. Bot. Méx. 41: 3-18.

Aluja, A. et al. (eds.). 1985. Diagnóstico integral de la ganadería bovina en el trópico mexicano. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. México, D.F. 114 pp.

Avendaño, J., R. Borel y G. Cubillos. 1986. Período de descanso y asignación de forraje en la estructura y utilización de varias especies de una pradera naturalizada. Turrialba 36: 137-148.

Barrera-Bassols, N. 1992. Impactos ecológicos y socioeconómicos de la ganadería bovina en el estado de Veracruz. In: Boege, E. y H. Rodríguez (eds.). Desarrollo y medio ambiente en Veracruz. Fundación Friedrich Ebert. México, D.F. pp. 79-114.

Brummit, R. K. y C. E. Powell (eds.). 1992. Authors of plant names. Royal Botanic Gardens, Kew. 731 pp.

Cházaro, M. J. 1977. El huizache, *Acacia pennatula* (Schlecht. & Cham.) Benth. Especie invasora del centro de Veracruz. Biótica (Méx.) 2: 1-17.

Chizón, S. E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Los Tuxtlas, Ver. (Un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta). Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales (Zaragoza). Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 66 pp.

Dirzo, R. y M. C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in southeast Mexico. Conservation Biology 6: 84-90.

Estrada, A., R. Coates-Estrada y M. Martínez-Ramos. 1985. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. In: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Alhambra. México, D.F. Vol. 2. pp. 395-400.

Facelli, J. M. y R. J. C. León. 1986. La diversidad específica de pastizales patagónicos subandinos sometidos a pastoreo. Turrialba 36: 461-468.

García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 2a. edición. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 246 pp.

Gómez-Pompa, A. 1980. Ecología de la vegetación del Estado de Veracruz. Compañía Editorial Continental, S.A. México, D.F. 93 pp.

González, M. H. y R. S. Campbell (comp.). 1973. Rendimiento del pastizal. Pax-México. México, D.F. 355 pp.

Guevara, S. 1986. Plant species availability and regeneration in Mexican tropical rain forest. Tesis Doctoral. Faculty of Science. Uppsala University. Suecia. 137 pp.

Guevara, S., S. Purata y E. van der Maarel. 1986. The role of remnant trees in tropical secondary succession. Vegetatio 66: 74-84.

Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola y J. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. J. Veg. Sci. 3: 655-664.

Guevara, S. y J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. Vegetatio 107/108: 319-338.

Havard-Duclos, B. 1968. Las plantas forrajeras tropicales. Blume. Barcelona. 380 pp.

Hernández X., E. 1957. Los pastizales mexicanos. In: Beltrán, E. (ed.). Mesas redondas sobre problemas agropecuarios de México. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. Publicado nuevamente en Xolocotzia, Tomo II (1987). Universidad Autónoma Chapingo. Texcoco, México. pp. 1-78.

Hill, M. O. 1979a. TWINSPAN a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes. Cornell University. Ithaca, N.Y. 90 pp.

Hill, M. O. 1979b. DECORANA a FORTRAN program for detrented correspondence analysis and reciprocal averaging. Cornell University. Ithaca, N.Y. 52 pp.

Hill, M. O. y Gauch, H. G. 1980. Detrented correspondence analysis, an improved ordination technique. Vegetatio 42: 47-58.

Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca. 1987. Listados florísticos de México. VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 51 pp.

Janzen, D. H. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. Amer. Nat. 123: 338-353.

Martínez, J. 1980. Prácticas tradicionales de establecimiento y uso de los potreros en una región cálido-húmeda (Balzapote, Veracruz). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 57 pp.

McIlroy, R. J. 1972. An introduction to tropical grassland husbandry (2a. ed.). Oxford University Press. Londres. 160 pp.

Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Méx. 29: 29-179.

Nair, P. K. R. y M. Mishra. 1977. Ecological studies of some grasslands at Ambikapur, III- Net community productivity and efficiency of the grasslands. Trop. Ecol. 18: 52-59.

Oesterheld, M. y R. S. León. 1987. El envejecimiento de pasturas implantadas: su efecto sobre la productividad primaria. Turrialba 37: 29-36.

Pérez, J. y F. Meléndez. 1980. La respuesta fisiológica de las plantas forrajeras al manejo. Colegio Superior de Agricultura Tropical, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. Cárdenas, Tabasco. Boletín CA-5. 31 pp.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México D.F. 432 pp.

Rzedowski, J. y G. Calderón. 1990. Nota sobre el elemento africano en la flora adventicia de México. Acta Bot. Mex. 12: 21-24.

Sarmiento, G. 1983. The savannas of tropical America. In: Bourlière, F. (ed.). Tropical savannas. Elsevier. Amsterdam. pp. 245-287.

Shock, C. C. y W. A. Williams. 1977. Pastures and their management in South-Central Brazil. Pesq. Agropec. Bras. 12: 105-118.

Shaw, N. H. y W. W. Bryan. 1976. Tropical pasture research: principles and methods. Comm. Agr. Bureaux Bulletin 51. Commonwealth Bureau of Pastures and Field Crops. Hurley, Berkshire. 454 pp.

Singh, J. S. y P. S. Yadava. 1974. Seasonal variation in composition, plant biomass and net primary productivity of a tropical grassland at Kurukshetra, India. Ecol. Monogr. 44: 351-376.

Singh, J. S. y L. Krishnamurty. 1981. Analysis of structure and function of tropical grassland vegetation in India. Indian Review of Life Science 1: 225-270.

Sosa, V. y A. Gómez-Pompa. 1994 (en prensa). Lista florística. In: Flora de Veracruz. Fascículo 83. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México.

Toledo, V. M., J. Carabias, C. Toledo y C. González-Pacheco. 1989. La producción rural en México: alternativas ecológicas. Fundación Universo Veintiuno. México, D.F. 402 pp.

Uhl, C., R. Bushbacher y E. A. S. Serrao. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia, I. Patterns of plant succession. J. Ecol. 76: 663-681.

Whiteman, P. C. 1980. Tropical pasture science. Oxford Univ. Press. Londres. 392 pp.

Williams, W. A. 1967. The role of the Leguminosae in pasture and soil improvement in the Neotropics. Trop. Agric. (Trinidad) 44: 103-105.

Apéndice 1. Especies de árboles aislados en trece potreros de Los Tuxtlas, Ver.

| Especie* | Po | In | Md | Familia |
|---|---|---|---|---|
| *Albizia purpusii* Britton & Rose | 1 | 1 | A | Leguminosae |
| *Ampelocera hottlei* (Standley) Standley | 7 | 9 | ♦ | Ulmaceae |
| *Aspidosperma megalocarpon* Muell. Arg. | 1 | 1 | A | Apocynaceae |
| *Bernoullia flammea* Olivier | 2 | 2 | A | Bombacaceae |
| *Brosimum alicastrum* Sw. | 8 | 10 | ♦ | Moraceae |
| *Bursera simaruba* (L.) Sarg. | 7 | 9 | ♦ | Burseraceae |
| *Cedrela odorata* L. | 3 | 16 | A | Meliaceae |
| *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. | 1 | 3 | A | Bombacaceae |
| *Citharexylum affine* D. Don | 2 | 2 | ♦ | Verbenaceae |
| *Coccoloba barbadensis* Jacq. | 3 | 3 | ♦ | Polygonaceae |
| *Cojoba arborea* (L.) Britton & Rose | 2 | 2 | ♦ | Leguminosae |
| *Couepia polyandra* (Kunth) Rose | 1 | 1 | ♦ | Chrysobalanaceae |
| *Crataeva tapia* L. | 1 | 1 | o | Capparidaceae |
| *Cupania glabra* Sw. | 1 | 1 | ♦ | Sapindaceae |
| *Cymbopetalum baillonii* R. E. Fries | 5 | 5 | ♦ | Annonaceae |
| *Cynometra retusa* Britton & Rose | 1 | 1 | o | Leguminosae |
| *Dalbergia glomerata* Hemsley | 2 | 2 | A | Leguminosae |
| *Dendropanax arboreus* (L.) Decne. & Planchon | 5 | 8 | ♦ | Araliaceae |
| *Dialium guianense* (Aublet) Sandwith | 2 | 2 | ♦ | Leguminosae |
| *Dipholis minutiflora* Standley | 3 | 3 | ♦ | Sapotaceae |
| *Dussia mexicana* (Standley) Harms | 1 | 1 | ♦ | Leguminosae |
| *Eugenia* sp. | 1 | 1 | ♦ | Myrtaceae |
| *Ficus colubrinae* Standley | 4 | 9 | ♦ | Moraceae |
| *Ficus tuerkheimii* Standley | 4 | 4 | ♦ | Moraceae |
| *Ficus yoponensis* Desv. | 8 | 21 | ♦ | Moraceae |
| *Guarea grandifolia* A. DC. | 2 | 3 | ♦ | Meliaceae |
| *Hampea nutricia* Fryxell | 1 | 1 | ♦ | Malvaceae |
| *Inga pavoniana* G. Don | 2 | 3 | o | Leguminosae |
| *Inga quaternata* Poeppig & Endl. | 2 | 4 | o | Leguminosae |
| *Lonchocarpus guatemalensis* Benth. | 1 | 1 | A | Leguminosae |
| *Mortoniodendron guatemalense* Standley & Steyerm. | 1 | 1 | ♦ | Tiliaceae |
| *Nectandra ambigens* (Blake) Allen | 9 | 28 | ♦ | Lauraceae |
| *Ocotea dendrodaphne* Mez | 2 | 2 | ♦ | Lauraceae |
| *Omphalea oleifera* Hemsley | 3 | 3 | o | Euphorbiaceae |
| *Oreopanax* aff. *obtusifolius* Standley | 1 | 1 | ♦ | Araliaceae |
| *Pleuranthodendron lindenii* (Turcz.) Sleumer | 1 | 1 | ♦ | Flacourtiaceae |
| *Poulsenia armata* (Miq.) Standley | 5 | 14 | ♦ | Moraceae |
| *Pouteria campechiana* (Kunth) Baehni | 2 | 3 | o | Sapotaceae |
| *Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn | 4 | 7 | o | Sapotaceae |
| *Pseudolmedia oxyphyllaria* Donn. Smith | 2 | 3 | ♦ | Moraceae |
| *Pterocarpus rohrii* Vahl | 3 | 3 | A | Leguminosae |
| *Quararibea funebris* (Llave) Vischer | 3 | 4 | ♦ | Bombacaceae |
| *Rheedia edulis* (Seem.) Triana & Planchon | 1 | 1 | ♦ | Guttiferae |
| *Robinsonella mirandae* Gómez Pompa | 5 | 10 | A | Malvaceae |
| *Rollinia jimenezii* Saff. | 3 | 3 | ♦ | Annonaceae |
| *Sapium nitidum* (Monach.) Lundell | 4 | 6 | ♦ | Euphorbiaceae |

Apéndice 1. Continuación

| Especie | Po | In | Md | Familia |
|---|---|---|---|---|
| *Saurauia scabrida* Hemsley | 1 | 1 | ♦ | Actinidiaceae |
| *Senna multijuga* ssp. *doylei* | | | | |
| (Britton & Rose) Irwin & Barneby | 1 | 1 | A | Leguminosae |
| *Spondias radlkoferi* Donn. Smith | 7 | 9 | ♦ | Anacardiaceae |
| *Stemmadenia donnell-smithii* (Rose) Woodson | 1 | 1 | ♦ | Apocynaceae |
| *Tabernaemontana arborea* Rose ex Donn. Smith | 1 | 1 | ♦ | Apocynaceae |
| *Tapirira mexicana* Marchand | 1 | 1 | ♦ | Anacardiaceae |
| *Trichilia* sp. | 2 | 2 | ♦ | Meliaceae |
| *Trichospermum mexicanum* (DC.) Baillon | 4 | 7 | A | Tiliaceae |
| *Vatairea lundellii* (Standley) Killip | 5 | 6 | A | Leguminosae |
| *Zanthoxylum kellermanii* P. Wilson | 7 | 15 | ♦ | Rutaceae |
| género no determinado | 1 | 1 | ♦ | Sapotaceae |

Po = número de potreros en los que la especie estuvo presente.
In = número de individuos adultos registrados en los 13 potreros.
Md = Modo de dispersión: A= Anemócora (viento); ♦= aves o murciélagos frugívoros pueden dispersarla; o= otros medios (vertebrados no-voladores, gravedad, etc.).

* Nomenclatura: Sosa y Gómez-Pompa (en prensa). Brummit y Powell (1992).

Apéndice 2. Listado florístico de los cuadros muestreados en trece potreros de Los Tuxtlas, Veracruz*.

| Especies** | FC | TI | MD | FA |
|---|---|---|---|---|
| ACANTHACEAE | | | | |
| *Aphelandra aurantiaca* (Scheidw.) Lundell | h | P | o | 3 |
| *Blechum brownei* Juss. | h | R | o | 21 |
| *Justicia comata* (L.) Lam. | h | R | o | 2 |
| *Odontonema callistachyum* (Schldl. & Cham.) Kuntze | h | S | o | 7 |
| *Schaueria calycobractea* Hilsenbeck & Marshall | h | P | o | 7 |
| ACTINIDIACEAE | | | | |
| *Saurauia yasicae* Loes. | AO | P | ♦ | 1 |
| AMARANTHACEAE | | | | |
| *Chamissoa altissima* (Jacq.) Kunth | th | S | ♦ | 5 |
| *Cyathula achyranthoides* (Kunth) Moq. | h | R | A | 8 |
| *Iresine diffusa* Willd. | h | R | A | 6 |
| ANACARDIACEAE | | | | |
| *Spondias radlkoferi* Donn. Smith | AO | S+ | ♦ | 3 |
| ANNONACEAE | | | | |
| *Cymbopetalum baillonii* R. E. Fries | AO | P | ♦ | 6 |
| *Rollinia jimenezii* Saff. | AO | S+ | ♦ | 10 |
| APOCYNACEAE | | | | |
| *Aspidosperma megalocarpon* Muell. Arg. | AO | P | A | 1 |
| *Echites umbellata* Jacq. | th | S | A | 6 |
| *Forsteronia pandurata* (A. DC.) Woodson | tl | P | A | 10 |
| *Stemmadenia donnell-smithii* (Rose) Woodson | AO | P | ♦ | 18 |
| *Tabernaemontana* alba Miller | au | S | ♦ | 17 |
| *T. arborea* Rose ex Donn. Smith | AO | S | ♦ | 1 |
| *Thevetia ahouai* (L.) A. DC. | au | S | ♦ | 2 |
| ARACEAE | | | | |
| *Anthurium* flexile Schott ssp. *flexile* | he | P | ♦ | 1 |
| *A. pentaphyllum* (Aublet) G. Don var. *bombacifolium* (Schott) Madison | he | P | ♦ | 6 |
| *A. schlechtendalii* Kunth ssp. *schlechtendalii* | he | P | ♦ | 6 |
| *Anthurium* sp. | he | P | ♦ | 2 |
| *Dieffenbachia seguine* (L.) Schott | h | P | ♦ | 13 |
| *Monstera acuminata* K. Koch | th | P | ♦ | 15 |
| *Philodendron guttiferum* Kunth | th | P | ♦ | 1 |
| *Philodendron radiatum* Schott | th | P | ♦ | 2 |
| *Syngonium podophyllum* Schott | th | P | ♦ | 82 |
| *Xanthosoma robustum* Schott | h | S | ♦ | 4 |
| ARALIACEAE | | | | |
| *Dendropanax arboreus* (L.) Decne. & Planchon | AO | P | ♦ | 2 |
| *Oreopanax* aff. *obtusifolius* Standley | AOe | P | ♦ | 2 |
| ASCLEPIADACEAE | | | | |
| *Asclepias curassavica* L. | h | R | A | 11 |
| BIGNONIACEAE | | | | |
| *Paragonia pyramidata* (L.C. Rich.) Bur. | tl | P | A | 5 |
| Género no determinado | tl | P | - | 1 |
| Género no determinado | tl | P | - | 1 |
| Género no determinado | tl | P | - | 1 |

Apéndice 2. Continuación

| Especies | FC | TI | MD | FA |
|---|---|---|---|---|
| BORAGINACEAE | | | | |
| *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken | AO | S+ | A | 1 |
| *C. dodecandra* A. DC. | au | R | - | 6 |
| *C. megalantha* Blake | AO | P | A | 1 |
| *C. stellifera* I. M. Johnston | AO | P | ♦ | 1 |
| *Tournefortia hirsutissima* L. | tl | R | ♦ | 1 |
| BROMELIACEAE | | | | |
| *Vriesea gladioliflora* (Wendl.) Ant. | e | P | A | 1 |
| BURSERACEAE | | | | |
| *Bursera simaruba* (L.) Sarg. | AO | S+ | ♦ | 14 |
| CACTACEAE | | | | |
| *Epiphyllum* sp. | e | P | ♦ | 1 |
| *Rhipsalis bartlettii* Clover | e | P | ♦ | 1 |
| CAPPARIDACEAE | | | | |
| *Crataeva tapia* L. | AO | P | o | 3 |
| CARYOPHYLLACEAE | | | | |
| *Drymaria cordata* (L.) Willd. | h | R | E | 15 |
| COMMELINACEAE | | | | |
| *Commelina erecta* L. | h | R | - | 2 |
| *Commelina* sp.(1) | h | R | - | 3 |
| *Commelina* sp.(2) | h | R | - | 17 |
| *Commelina* sp.(3) | h | R | - | 1 |
| COMPOSITAE | | | | |
| *Ageratum houstonianum* Miller | h | R | A | 1 |
| *Aster subulatus* Michaux | h | R | A | 1 |
| *Calyptocarpus vialis* Less. | h | R | A | 2 |
| *Chaptalia nutans* (L.) Polak. | h | R | A | 9 |
| *Eupatorium odoratum* L. | h | R | A | 1 |
| *Eupatorium* sp.(1) | h | R | A | 1 |
| *Eupatorium* sp.(2) | h | R | A | 7 |
| *Hebeclinium macrophyllum* (L.) DC. | h | R | A | 5 |
| *Koanophyllum galeottii* (B. Robinson) R. King & H. Robinson | AO | S+ | A | 2 |
| *Melampodium divaricatum* (Rich.) DC. | h | R | o | 8 |
| *Neurolaena lobata* (L.) R. Br. | h | S | A | 2 |
| *Tridax procumbens* L. | h | R | A | 1 |
| *Verbesina* sp. | h | R | A | 1 |
| Género no determinado | tl | R | - | 7 |
| Género no determinado | au | R | - | 10 |
| CONNARACEAE | | | | |
| *Connarus schultesii* Standley ex Schultes | tl | P | ♦ | 2 |
| CONVOLVULACEAE | | | | |
| *Ipomoea phillomega* (Vell.) House | th | P | o | 18 |
| *Ipomoea* sp. | th | R | o | 2 |
| CUCURBITACEAE | | | | |
| *Melothria pendula* L. | h | R | ♦ | 35 |

Apéndice 2. Continuación

| Especies | FC | TI | MD | FA |
|---|---|---|---|---|
| CYPERACEAE | | | | |
| *Cyperus tolucensis* Kunth | h | R | - | 16 |
| *Fimbristylis dichotoma* (L.) Vahl | h | R | - | 1 |
| *Rhynchospora radicans* (Schldl. & Cham.) Pfeiffer ssp. *radicans* | h | R | - | 64 |
| *Scleria pterota* Presl | h | R | - | 22 |
| DICHAPETALACEAE | | | | |
| *Dichapetalum donnell-smithii* Engl. | tl | P | ♦ | 1 |
| DILLENIACEAE | | | | |
| *Tetracera volubilis* L. | tl | P | ♦ | 1 |
| DIOSCOREACEAE | | | | |
| *Dioscorea composita* Hemsley | th | P | A | 4 |
| EBENACEAE | | | | |
| *Diospyros digyna* Jacq. | AO | P | ♦ | 1 |
| ERYTHROXYLACEAE | | | | |
| *Erythroxylum tabascense* Britton | AO | P | ♦ | 2 |
| EUPHORBIACEAE | | | | |
| *Acalypha diversifolia* Jacq. | au | S+ | o | 24 |
| *Acalypha* sp.(1) | h | R | o | 1 |
| *Acalypha* sp.(2) | h | R | o | 1 |
| *Alchornea latifolia* Sw. | AO | S+ | ♦ | 2 |
| *Croton pyramidalis* Donn. Smith | AO | S+ | o | 2 |
| *C. schiedeanus* Schldl. | AO | S+ | o | 2 |
| *Dalechampia magnistipulata* Webster & Armbruster | th | S+ | o | 1 |
| *Euphorbia heterophylla* L. | h | R | ♦ | 1 |
| *Omphalea oleifera* Hemsley | AO | P | o | 2 |
| *Phyllanthus compressus* Kunth | h | R | o | 59 |
| *Plukenetia volubilis* L. | th | P | o | 6 |
| *Sapium nitidum* (Monach.) Lundell | AO | S | ♦ | 6 |
| *Tetrorchidium rotundatum* Standley | AO | S | ♦ | 4 |
| Género no determinado | h | R | - | 3 |
| FLACOURTIACEAE | | | | |
| *Casearia corymbosa* Kunth | AO | S | ♦ | 1 |
| *Pleuranthodendron lindenii* (Turcz.) Sleumer | AO | P | ♦ | 5 |
| GRAMINEAE | | | | |
| *Brachiaria fasciculata* (Sw.) L. Parodi | h | R | - | 1 |
| *Cynodon plectostachyus* Pilger | h | C | - | 43 |
| *Homolepis aturensis* (Kunth) Chase | h | R | - | 4 |
| *Ichnanthus pallens* (Sw.) Munro ex Benth. | h | R | - | 2 |
| *Panicum frondescens* Meyer | h | R | - | 48 |
| *P. pilosum* Sw. | h | R | - | 32 |
| *Panicum* sp. | h | R | - | 2 |
| *Paspalum conjugatum* Bergius | h | R | - | 114 |
| *Setaria geniculata* (Lam.) Beauv. | h | R | - | 9 |
| GUTTIFERAE | | | | |
| *Clusia* sp. | AOe | P | ♦ | 1 |

Apéndice 2. Continuación

| Especies | FC | TI | MD | FA |
|---|---|---|---|---|
| HELICONIACEAE | | | | |
| *Heliconia uxpanapensis* Gutiérrez | h | S+ | ♦ | 1 |
| HIPPOCRATEACEAE | | | | |
| *Salacia megistophylla* Standley | tl | P | o | 1 |
| LABIATAE | | | | |
| *Hyptis atrorubens* Poit. | h | R | o | 6 |
| *H. mutabilis* (A. Rich.) Briq. | h | R | o | 96 |
| LAURACEAE | | | | |
| *Licaria* sp. | AO | P | ♦ | 1 |
| *Nectandra ambigens* (Blake) Allen | AO | P | ♦ | 18 |
| *N. globosa* (Aubl.) Mez | AO | P | ♦ | 3 |
| *Ocotea dendrodaphne* Mez | AO | P | ♦ | 2 |
| LEGUMINOSAE | | | | |
| *Acacia cornigera* (L.) Willd. | AO | R | ♦ | 53 |
| *Albizia purpusii* Britton & Rose | AO | P | A | 3 |
| *Chamaecrista nictitans* Moench. | h | R | o | 1 |
| *Cojoba arborea* (L.) Britton & Rose | AO | P | ♦ | 2 |
| *Cynometra retusa* Britton & Rose | AO | P | o | 1 |
| *Dalbergia glomerata* Hemsley | AO | P | A | 2 |
| *Desmodium axillare* (Sw.) DC. | h | R | E | 11 |
| *D. incanum* DC. | h | R | E | 42 |
| *D. triflorum* (L.) DC. | h | R | E | 11 |
| *Desmodium* sp. | h | R | E | 53 |
| *Dussia mexicana* (Standley) Harms | AO | P | ♦ | 2 |
| *Inga brevipedicellata* Harms | AO | P | o | 2 |
| *Inga pavoniana* G. Don | AO | P | o | 1 |
| *Lonchocarpus cruentus* Lundell | AO | P | A | 1 |
| *L. guatemalensis* Benth. | AO | P | A | 7 |
| *Machaerium cobanense* Donn. Smith | tl | P | A | 1 |
| *M. floribundum* Benth. | tl | P | A | 1 |
| *Mimosa pudica* L. | h | R | E | 58 |
| *Platymiscium pinnatum* (Jacq.) Dugand | AO | P | A | 3 |
| *Senna occidentalis* (L.) Link | au | R | A | 2 |
| *Senna* sp. | h | R | A | 1 |
| *Vatairea lundellii* (Standley) Killip ex Record | AO | P | A | 2 |
| LOGANIACEAE | | | | |
| *Spigelia palmeri* Rose | h | R | o | 2 |
| *Strychnos tabascana* Sprague & Sandwith | tl | P | ♦ | 1 |
| LORANTHACEAE | | | | |
| *Phoradendron piperoides* (Kunth) Trel. | pa | P | ♦ | 1 |
| LYTHRACEAE | | | | |
| *Cuphea carthagenensis* (Jacq.) Macbr. | h | R | o | 1 |
| MALPIGHIACEAE | | | | |
| *Bunchosia lindeniana* Juss. | AO | P | ♦ | 3 |
| MALVACEAE | | | | |
| *Hampea nutricia* Fryxell | AO | S+ | ♦ | 9 |
| *Pavonia schiedeana* Steudel | h | R | E | 34 |

Apéndice 2. Continuación

| Especies | FC | TI | MD | FA |
|---|---|---|---|---|
| *Robinsonella mirandae* Gómez Pompa | AO | S | A | 1 |
| *Sida rhombifolia* L. | h | R | E | 44 |
| MARANTACEAE | | | | |
| *Calathea* aff. *microcephala* (Poeppig & Endl.) Koern. | h | S | ♦ | 2 |
| MELASTOMATACEAE | | | | |
| *Conostegia xalapensis* (Bonpl.) D. Don | au | R | ♦ | 11 |
| MELIACEAE | | | | |
| *Cedrela odorata* L. | AO | S+ | A | 1 |
| *Trichilia martiana* C. DC. | AO | P | ♦ | 1 |
| MENISPERMACEAE | | | | |
| *Hyperbaena mexicana* Miers | AO | P | ♦ | 1 |
| MONIMIACEAE | | | | |
| *Siparuna andina* (Tul.) A. DC. | au | S+ | ♦ | 7 |
| MORACEAE | | | | |
| *Brosimum alicastrum* Sw. | AO | P | ♦ | 5 |
| *Cecropia obtusifolia* Bertol. | AO | S+ | ♦ | 5 |
| *Coussapoa purpusii* Standley | AOe | P | ♦ | 1 |
| *Ficus* sp. | AO | P | ♦ | 1 |
| *Pseudolmedia oxyphyllaria* Donn. Smith | AO | P | ♦ | 1 |
| *Trophis mexicana* (Liebm.) Bur. | AO | P | ♦ | 5 |
| MYRSINACEAE | | | | |
| *Parathesis psychotrioides* Lundell | au | P | ♦ | 9 |
| MYRTACEAE | | | | |
| *Eugenia capuli* (Cham. & Schldl.) O. Berg | AO | S | ♦ | 17 |
| *Psidium guajava* L. | AO | C | ♦ | 2 |
| NYCTAGINACEAE | | | | |
| *Pisonia aculeata* L. | tl | P | ♦ | 3 |
| OXALIDACEAE | | | | |
| *Oxalis* sp. | h | R | - | 2 |
| PALMAE | | | | |
| *Astrocaryum mexicanum* Liebm. ex Mart. | AO | P | o | 2 |
| *Desmoncus ferox* Bartlett | tl | P | ♦ | 1 |
| PASSIFLORACEAE | | | | |
| *Passiflora ambigua* Hemsley | th | P | ♦ | 1 |
| *Passiflora* sp.(1) | th | P | ♦ | 1 |
| *Passiflora* sp.(2) | th | P | ♦ | 1 |
| *Passiflora* sp.(3) | th | P | ♦ | 2 |
| PHYTOLACCACEAE | | | | |
| *Phytolacca rivinoides* Kunth & Bouché | h | R | ♦ | 3 |
| *Rivina humilis* L. | h | R | ♦ | 11 |
| *Trichostigma octandrum* (L.) H. Walter | tl | P | ♦ | 2 |
| PIPERACEAE | | | | |
| *Peperomia* sp. | e | P | - | 1 |
| *Piper amalago* L. | AO | P | ♦ | 6 |
| *P. hispidum* Sw. | au | S+ | ♦ | 4 |
| *P. sanctum* (Miq.) Schldl. | au | S+ | ♦ | 8 |
| *Piper* sp. | au | S+ | ♦ | 1 |

Apéndice 2. Continuación

| Especies | FC | TI | MD | FA |
|---|---|---|---|---|
| *Pothomorphe umbellata* (L.) Miq. | au | S | ♦ | 18 |
| POLYGONACEAE | | | | |
| *Coccoloba hondurensis* Lundell | AO | P | ♦ | 6 |
| POLYPODIACEAE | | | | |
| *Adiantum tetraphyllum* Humb. & Bonpl. ex Willd. | h | P | - | 1 |
| *Diplazium lonchophyllum* Kunze | h | P | - | 25 |
| *Hemionitis palmata* L. | h | R | - | 7 |
| *Nephrolepis exaltata* (L.) Schott | h | S | - | 10 |
| *Tectaria heracleifolia* (Willd.) Underwood | h | P | - | 1 |
| *Thelypteris dentata* (Forsskal) St. John | h | P | - | 3 |
| *T. meniscioides* (Liebm.) Reed | h | P | - | 6 |
| RUBIACEAE | | | | |
| *Geophila macropoda* (Ruiz & Pav.) DC. | h | R | ♦ | 7 |
| *Hamelia longipes* Standley | AO | P | ♦ | 1 |
| *Posoqueria latifolia* (Rudge) Roemer & Schultes | AO | P | ♦ | 3 |
| *Psychotria chiapensis* Standley | AO | P | ♦ | 5 |
| *P. faxlucens* Lorence & Dwyer | AO | P | ♦ | 1 |
| *P. flava* (Oersted) Standley | AO | P | ♦ | 1 |
| *P. limonensis* K. Krause | AO | P | ♦ | 11 |
| *P. papantlensis* (Oersted) Hemsley | AO | P | ♦ | 2 |
| *P. veracruzensis* Lorence & Dwyer | AO | P | ♦ | 1 |
| *Randia pterocarpa* Lorence & Dwyer | AO | P | ♦ | 2 |
| Género no determinado | h | R | ♦ | 42 |
| RUTACEAE | | | | |
| *Zanthoxylum kellermanii* P. Wilson | AO | S+ | ♦ | 5 |
| SAPINDACEAE | | | | |
| *Allophylus campostachys* Radlk. | AO | P | ♦ | 1 |
| *Cupania glabra* Sw. | AO | P | ♦ | 17 |
| *Paullinia clavigera* Schldl. | tl | P | ♦ | 6 |
| *Serjania mexicana* (L.) Willd. | tl | P | A | 3 |
| SCHIZAEACEAE | | | | |
| *Lygodium heterodoxum* Kunze | th | P | - | 6 |
| SELAGINELLACEAE | | | | |
| *Selaginella schizobasis* Baker | h | S | - | 8 |
| SMILACACEAE | | | | |
| *Smilax* sp. | th | P | ♦ | 7 |
| SOLANACEAE | | | | |
| *Cestrum racemosum* Ruiz & Pav. | au | S | ♦ | 2 |
| *Cyphomandra hartwegii* (Miers) Dunal | AO | S | ♦ | 2 |
| *Juanulloa mexicana* (Schldl.) Miers | aue | P | ♦ | 1 |
| *Lycianthes heteroclita* (Sendtner) Bitter | th | S+ | ♦ | 2 |
| *Physalis* sp. | h | R | ♦ | 5 |
| *Solanum aturense* Dunal | au | R | ♦ | 4 |
| *S. rudepanum* Dunal | au | R | ♦ | 33 |
| *S. schlechtendalianum* Walp. | AO | S | ♦ | 1 |
| *S. tampicense* Dunal | h | R | ♦ | 1 |
| *S. wendlandii* Hook. f. | th | R | ♦ | 3 |

Apéndice 2. Continuación

| Especies | FC | TI | MD | FA |
|---|---|---|---|---|
| *Solanum* sp. | au | R | ♦ | 1 |
| TILIACEAE | | | | |
| *Heliocarpus mexicanus* (Turcz.) Sprague | AO | S | A | 3 |
| *Trichospermum mexicanum* (DC.) Baillon | AO | S+ | A | 4 |
| ULMACEAE | | | | |
| *Ampelocera hottlei* (Standley) Standley | AO | P | ♦ | 1 |
| UMBELLIFERAE | | | | |
| *Eryngium bonplandii* F. Delaroche | h | R | o | 1 |
| URTICACEAE | | | | |
| *Myriocarpa longipes* Liebm. | au | S+ | o | 9 |
| *Urera caracasana* (Jacq.) Griseb. | au | S+ | ♦ | 8 |
| *U. elata* (Sw.) Griseb. | au | S+ | ♦ | 1 |
| VERBENACEAE | | | | |
| *Lantana camara* L. | h | R | ♦ | 5 |
| *Lippia myriocephala* Schldl. & Cham. | AO | S | A | 1 |
| VIOLACEAE | | | | |
| *Orthion oblanceolatum* Lundell | AO | P | o | 2 |
| *Rinorea guatemalensis* (S. Watson) Bartlett | AO | P | o | 9 |
| VITACEAE | | | | |
| *Cissus gossypiifolia* Standley | th | P | ♦ | 49 |
| *C. microcarpa* Vahl | th | P | ♦ | 1 |
| ZINGIBERACEAE | | | | |
| *Costus scaber* Ruiz & Pav. | h | S+ | ♦ | 2 |
| *Costus* sp. | h | S+ | ♦ | 2 |

FC = Forma de crecimiento: h= hierba; t= trepadora (herbácea o leñosa); au= arbusto; AO= árbol; e= epífita o hemiepífita; pa= parásita.

TI = Tipología o filiación: P= Primaria; S= Secundaria (+ también se encuentra en claros de selva); R= Ruderal; C= Cultivada.

MD = Modo de dispersión: A= Anemócora (viento); E= Epizoócora (adhesión a pelo o plumas); ♦= aves o murciélagos frugívoros (pueden dispersarla); o= otros medios (vertebrados no-voladores, explosión paredes del fruto, gravedad, etc.); - = desconocido.

FA = Frecuencia absoluta (n = 150 cuadros de 2 x 2 m, ver Método).

* No se incluyen 38 morfoespecies para las cuales no se pudo determinar la familia.

** Nomenclatura: Sosa y Gómez-Pompa (en prensa). Brummit y Powell (1992).

Acta Botánica Mexicana (1994), 28:29-39

# *WIGANDIA URENS* (HYDROPHYLLACEAE): UN MOSAICO DE RECURSOS PARA SUS INSECTOS HERBIVOROS

ZENON CANO-SANTANA Y KEN OYAMA

Centro de Ecología, UNAM
Apartado Postal 70-275
04510 México, D.F.

## RESUMEN

*Wigandia urens* (Ruiz & Pavón) H.B.K. (Hydrophyllaceae) es un arbusto común en la Reserva del Pedregal de San Angel, D.F. Esta especie presenta una gran variación morfológica y química en hojas y tallos. Con base en la pubescencia, se pueden reconocer dos tipos de láminas foliares en esta planta: híspidas con tricomas urticantes y glandulares, y lisas con sólo tricomas glandulares. La presencia y densidad de estos tricomas cambian de acuerdo con la edad de las hojas y la heterogeneidad ambiental. Debido a la gran variación que presenta *W. urens*, se puede considerar que los individuos de esta especie representan un mosaico de recursos para los herbívoros que coexisten con ella. En tal contexto se estudiaron las preferencias alimentarias y de asentamiento de los fitófagos más comunes que viven sobre *W. urens* en la Reserva del Pedregal de San Angel. Esto se llevó a cabo con observaciones periódicas en el campo y con experimentos de aceptabilidad. Se encontraron 14 especies de insectos herbívoros asociados a *W. urens* pertenecientes a cinco órdenes (Diptera, Hemiptera, Homoptera, Lepidoptera y Orthoptera). Estos animales presentaron diferentes grados de predilección y de asentamiento sobre *W. urens*.

Los experimentos para conocer las preferencias alimenticias de los herbívoros consistieron básicamente en ofrecer hojas (jóvenes / maduras; híspidas / lisas) de *W. urens* a diversos herbívoros de manera individual. Las especies utilizadas fueron larvas de dos lepidópteros: *Sphinx lugens* y *Lophoceramica pyrrha*, y adultos y ninfas de los ortópteros *Sphenarium purpurascens* e *Ichthyotettix mexicanus*. *I mexicanus* presentó una preferencia por hojas híspidas y maduras de *W. urens*, mientras que *S. lugens* prefirió hojas con ambos tipos de tricomas. Ninfas de *S. purpurascens* y larvas de *L. pyrrha* presentaron una ligera preferencia por hojas jóvenes de *W. urens*. Estos resultados se discuten enfatizando la relevancia de estudiar las interacciones entre herbívoros y plantas considerando a estas últimas como mosaicos de recursos que varían tanto espacial como temporalmente.

## ABSTRACT

*Wigandia urens* (Ruiz & Pavón) H.B.K. (Hydrophyllaceae) is a common shrub at the Pedregal de San Angel reserve in Mexico City. This species has a great morphological and chemical variation on leaves and stems. It is possible to recognize two types of leaves on plants of *W. urens*: smooth leaves with only glandular trichomes and bristly leaves with urticant hairs and glandular trichomes. The presence and density of trichomes vary according to leaf age and environmental heterogeneity. The great variation of plants of *W. urens* represents a mosaic of resources to herbivores associated to them. In this study, feeding preferences and patterns of establishment of the most common herbivores on plants of *W. urens* in the Pedregal de San Angel were studied. Field observations and acceptability experiments were performed. In this study, we found 14 species of herbivore insects belonging to five different orders (Diptera, Hemiptera, Homoptera, Lepidoptera and Orthoptera). In general, all the species showed different degrees of specificity and preference for different parts of *W. urens* in the field.

The experiments consisted basically in offering leaves (young / mature; bristly / smooth) of *W. urens* to a diverse number of herbivores in an individual way. Larvae of two lepidoptera, *Sphinx lugens* and *Lophoceramica pyrrha*, and adults and nymphs of two orthoptera, *Ichthyotettix mexicanus* and *Sphenarium purpurascens* were used in the experiments. *I. mexicanus* showed a preference for bristly mature leaves of *W. urens*, while *S. lugens* fed both smoot and bristly leaves. Nymphs of *S. purpurascens* and larvae of *L. pyrrha* had a preference for young leaves. These results are discussed emphasizing the relevance of considering plants as mosaics of resources that vary spatially and temporally in studies of plant-herbivore interactions.

## INTRODUCCION

Las plantas pueden ser vistas como mosaicos de recursos que varían temporal y espacialmente en su disponibilidad como alimento para sus herbívoros (McNeill y Southwood, 1978; Whitham, 1981; Schultz, 1983; Karban 1992). Las diferencias morfológicas, químicas y nutricionales encontradas en los individuos de una población de plantas determinan diferentes niveles de interacción con sus predadores a través de tres posibles mecanismos. En primer lugar, la variación hace que algunas plantas sean menos aparentes a sus enemigos naturales incrementando la probabilidad de que éstos lleven a cabo asentamientos o decisiones alimenticias inapropiadas. En segundo lugar, las interacciones competitivas entre fitófagos por mejores recursos alimenticios pueden incrementarse influyendo en la sobrevivencia, desarrollo o reproducción de los mismos. Y en tercer lugar, los herbívoros pueden agruparse en sitios específicos de la planta siendo más aparentes y vulnerables a sus propios depredadores (Whitham, 1981; Schultz, 1983; Karban, 1992).

El papel de la variabilidad es bien conocido entre los agrónomos, quienes se han dado cuenta que al reducirla entre las plantas, se elevan algunos herbívoros al nivel de plagas, de modo que actualmente, en los cultivos económicamente importantes se ha incrementado la variación mezclando diferentes variedades de vegetales (Denno y McClure, 1983; Whitham, 1981).

*Wigandia urens* es un arbusto que se caracteriza por presentar diferencias individuales en la pubescencia de sus hojas, la que se relaciona con la calidad nutricional de las mismas (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1992a). Este arbusto, dentro de la reserva del "Pedregal de San Angel", es utilizado por 17 especies de herbívoros, todos ellos insectos, la mayoría de los cuales se presentan en la temporada de lluvias, que ocurre de junio a octubre (Carbajal-Moreno, 1975). Las diferencias morfológicas y químicas que se observan en las hojas de *W. urens*, hacen que la especie sea un buen sistema para analizar el papel de la variación foliar en el comportamiento de forrajeo de fitófagos con diferentes estrategias de uso de recursos.

El objetivo de este trabajo es conocer el grado de variabilidad de las preferencias alimenticias y de asentamiento de algunas de las especies de herbívoros más importantes de *W. urens*.

### Descripción de la planta

*Wigandia urens* (Ruiz & Pavón) H.B.K. (Hydrophyllaceae) es un arbusto fisonómicamente importante en la reserva. Se caracteriza por presentar en sus hojas dos tipos de tricomas: glandulares y urticantes. Los glandulares son pequeños (0.7-1.0 mm de

largo), con un pedículo compuesto por cuatro o cinco células y una cabeza multicelular que produce una secreción viscosa. Los urticantes son largos (3.0-6.0 mm), duros y puntiagudos que al ser tocados liberan un líquido que produce dolor y escozor. Los primeros están presentes de manera uniforme en todas las hojas de *W. urens*, en tanto que la densidad de los segundos varía de una hoja a otra, de modo que coexisten dentro de una población, y aun dentro de una sola planta, tanto hojas híspidas (con ambos tipos de tricomas) como lisas (sólo con los glandulares) (Cano-Santana, 1987).

Análisis químicos comparativos en ambos tipos de hojas revelaron que las híspidas presentan una concentración significativamente mayor de nitrógeno, fósforo y agua que las lisas, aunque en ambos tipos se registraron los mismos compuestos secundarios (flavonoides, fenoles, esteroides y glucósidos) (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1992a). Asimismo, se encontró que la presencia y densidad de tricomas urticantes en las hojas está relacionada con condiciones de baja disponibilidad de agua en el ambiente (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1992a).

### Herbívoros de *Wigandia urens*

Carbajal-Moreno (1975) registró 17 especies de insectos herbívoros asociados a *W. urens*. Sin embargo, en nuestro estudio únicamente encontramos las siguientes 14 especies: los ortópteros *Sphenarium purpurascens* Charpentier (Acrididae), *Ichthyotettix mexicanus* Saussure (Acrididae) y *Oecanthus* sp.; un hemíptero del género *Collaria* (Miridae); los homópteros *Aconophora pallescens* Stal. (Membracidae), *Myzus persicae* (Sulzer) (Aphididae), *Graphocephala* sp. y una especie no identificada; los lepidópteros *Sphinx lugens* Walk. (Sphingidae), *Autographa biloba* (Steph.) (Noctuidae, Phytometrinae), *Baratra configurata* Walk., *Lophoceramica pyrrha* (Druce) (Noctuidae, Noctuinae) y *Sabulodes matrona* Druce (Geometridae); y un díptero minador del género *Liriomyza* (Agromyzidae). De éstos, sólo *Collaria* sp. y *M. persicae* se presentan todo el año, ya que la mayoría se concentra en la estación de lluvias. Los más abundantes son *S. purpurascens*, *L. pyrrha*, *Collaria* sp. y *M. persicae*, y los más especializados en utilizar a *W. urens* son *S. lugens*, *A. pallescens* e *I. mexicanus* (Cano-Santana, 1987).

## METODOLOGIA

Este trabajo se llevó a cabo en la reserva "El Pedregal de San Angel" ubicada en el campus de la Universidad Nacional Autónoma de México en la ciudad de México. Esta reserva de 124.5 ha está cubierta por una vegetación de matorral xerófilo (Rzedowski, 1954). La temperatura media anual es de 15.5°C y la precipitación promedio anual es de 870 mm (Valiente-Banuet y Luna-García, 1990). Existe una marcada estacionalidad, presentándose una temporada seca de noviembre a mayo y una lluviosa de junio a octubre.

### Observaciones de campo

Se realizaron visitas periódicas al Pedregal de San Angel para conocer la presencia de insectos herbívoros en *W. urens*. Se registró el tipo de hojas en las que se encontraron de acuerdo con la edad (yema foliar, hojas jóvenes, intermedias y maduras), pubescencia

(híspidas o lisas), así como con el tamaño de la planta. La edad de las hojas se estimó por su posición en las ramas, su tamaño y la coloración de las cabezuelas de los tricomas glandulares. Adicionalmente, se hicieron observaciones sobre las posibles especies alternativas que *S. purpurascens*, *L. pyrrha* y *S. lugens* usan como alimento para determinar el grado de especificidad de estos insectos con respecto a *W. urens*.

Preferencias alimenticias

Para conocer el efecto inmediato de la edad y de la pubescencia de las hojas de *W. urens* sobre la selectividad o preferencia que tienen sus herbívoros, se realizaron varios experimentos utilizando larvas de *L. pyrrha* y *S. lugens*, y ninfas y adultos de ambos sexos de *S. purpurascens* colectados en el Pedregal de San Angel, así como adultos de ambos sexos de *I. mexicanus* colectados en el Derrame del Chichinautzin (km 72 de la autopista México-Cuernavaca), debido a su escasez en la reserva del Pedregal. Estas especies fueron elegidas considerando (i) su abundancia en el Pedregal o localidades alternativas, (ii) su tamaño, (iii) la relativa facilidad en su manipulación experimental, y (iv) su comportamiento de forrajeo (e.g., masticadores).

Los insectos previamente sometidos a ayuno durante 24 horas, fueron colocados en cajas de plástico de 8 cm de altura por 15 cm de diámetro con un trozo de algodón humedecido para evitar su desecación. Las hojas utilizadas se colectaron frescas en el campo y se cortaron en pedazos de 36 $cm^2$ (6 x 6 cm) para el experimento. Para cada tratamiento se hicieron de 6 a 7 réplicas de acuerdo con la disponibilidad de los animales en el campo y con las condiciones de los mismos después del ayuno. Los diseños experimentales fueron los siguientes:

Diseño 1. Un trozo de hoja de un solo tipo se usó en cada dispositivo de modo que el herbívoro tuviese una sola opción para alimentarse.

Diseño 2. Dos trozos de hojas, uno de cada tipo se colocaron simétricamente en cada dispositivo de modo que el insecto tuviese dos opciones para alimentarse.

Diseño 3. Cuatro trozos de hojas se colocaron por dispositivo probando simultáneamente el efecto de la edad y la pubescencia foliares. Las larvas fueron alimentadas con hojas jóvenes híspidas, jóvenes lisas, maduras híspidas y maduras lisas.

Estos experimentos se delinearon tratando de cubrir las diferentes posibilidades alimenticias de los animales. En el diseño 1, en donde el insecto sólo tiene una opción de comida, el objetivo es conocer si puede o no utilizar determinado follaje. En los diseños 2 y 3, se trata de conocer la preferencia del herbívoro cuando tiene dos y cuatro disyuntivas bajo la suposición de que éste tiene la capacidad de escoger su alimento más apetecido. Los experimentos se realizaron durante diferentes intervalos de tiempo (1 a 24 horas) para determinar las preferencias inmediatas de los fitófagos. Estas observaciones se realizaron bajo la suposición de que un herbívoro tenderá a consumir en seguida un tipo de comida si se encuentra dentro de su prioridad alimenticia. No se realizó ningún registro después de 24 horas, ya que pasado este tiempo, los trozos de hoja empezaron a secarse.

En los experimentos para definir la preferencia de hojas de diferente edad se utilizaron hojas jóvenes y maduras con la misma densidad de tricomas, en tanto que en los que se estimaba el efecto de la pubescencia se emplearon hojas híspidas y lisas de la misma edad.

Para calcular la cantidad de hoja consumida se dibujó el contorno de la misma y se midió su superficie en un medidor de áreas foliares. La relación entre esta medida y la superficie del trozo de hoja original se tomó como el porcentaje de área comida. Sólo para el experimento con *S. lugens* se empleó una balanza para obtener el peso fresco de hojas usadas como alimento. Para ello, se determinó el porcentaje de desecación natural empleando trozos de hojas sin larvas como control; el peso de material consumido se obtuvo utilizando el método gravimétrico (Waldbauer, 1968).

Todos los experimentos se llevaron a cabo dentro de un invernadero bajo las siguientes condiciones: temperatura de 20°C ± 5°C, humedad relativa promedio de 70% y un fotoperíodo natural.

Las preferencias de asentamiento sólo pudieron ser calculadas para *Collaria* sp. y para *M. persicae*, tomando como base para el áfido únicamente los datos del mes de noviembre cuando éste fue más abundante. La cuantía de estos insectos se comparó en tablas de contingencia clasificadas de acuerdo con la edad y la pubescencia de la planta. Los valores observados y calculados se contrastaron con pruebas de chi-cuadrada (Zar, 1974). Los datos obtenidos a partir de los experimentos con el diseño 1 fueron sometidos a una prueba de *t* para muestras independientes comparando tipos de hoja como factores (hojas lisas o híspidas y hojas jóvenes o maduras). Los datos obtenidos con el diseño 2 se analizaron con una prueba de *t* para muestras pareadas comparando tipos de hojas pero controlando el sujeto experimental, ya que ambas muestras foliares se colocaron en el mismo dispositivo experimental. Los datos obtenidos en el diseño 3 se compararon con un análisis de varianza de una vía utilizando el tipo de hojas (cuatro niveles) como factor (Zar, 1974). Cada tratamiento se realizó de manera independiente y los dispositivos (cajas de plástico) usados fueron colocados en una mesa común. El orden y la posición de cada caja fue elegida aleatoriamente. Los herbívoros también se seleccionaron al azar. Ningún individuo se utilizó dos veces en el mismo experimento o en experimentos diferentes. La posición de cada trozo de hoja en los diseños 2 y 3 se determinó aleatoriamente dentro de cada dispositivo.

## RESULTADOS

### Observaciones de campo

Las observaciones más importantes hechas en las visitas continuas al campo durante un año fueron las siguientes. *Sphinx lugens* no se encuentra en yemas foliares u hojas muy jóvenes ni en plantas de menos de 0.5 m de altura. *Autographa biloba* y *Baratra configurata* coexisten a veces en individuos pequeños sobre yemas foliares y hojas jóvenes. Por otro lado, mientras *L. pyrrha* y *Collaria* sp. nunca se observaron en los de talla pequeña, menores de 0.5 m, *M. persicae* se halló en hospederos de todos tamaños. Larvas de *L. pyrrha* se encontraron principalmente en hojas maduras con ambos tipos de tricomas. *Collaria* sp. fue más común en yemas foliares, hojas jóvenes e intermedias pero sin pelos urticantes. En los pocos registros de *I. mexicanus*, éste utilizaba plantas de todos tamaños siendo más común en hojas híspidas. A *S. purpurascens* también se le encontró en individuos de tallas variadas agregándose sobre las hojas maduras (Fig. 1).

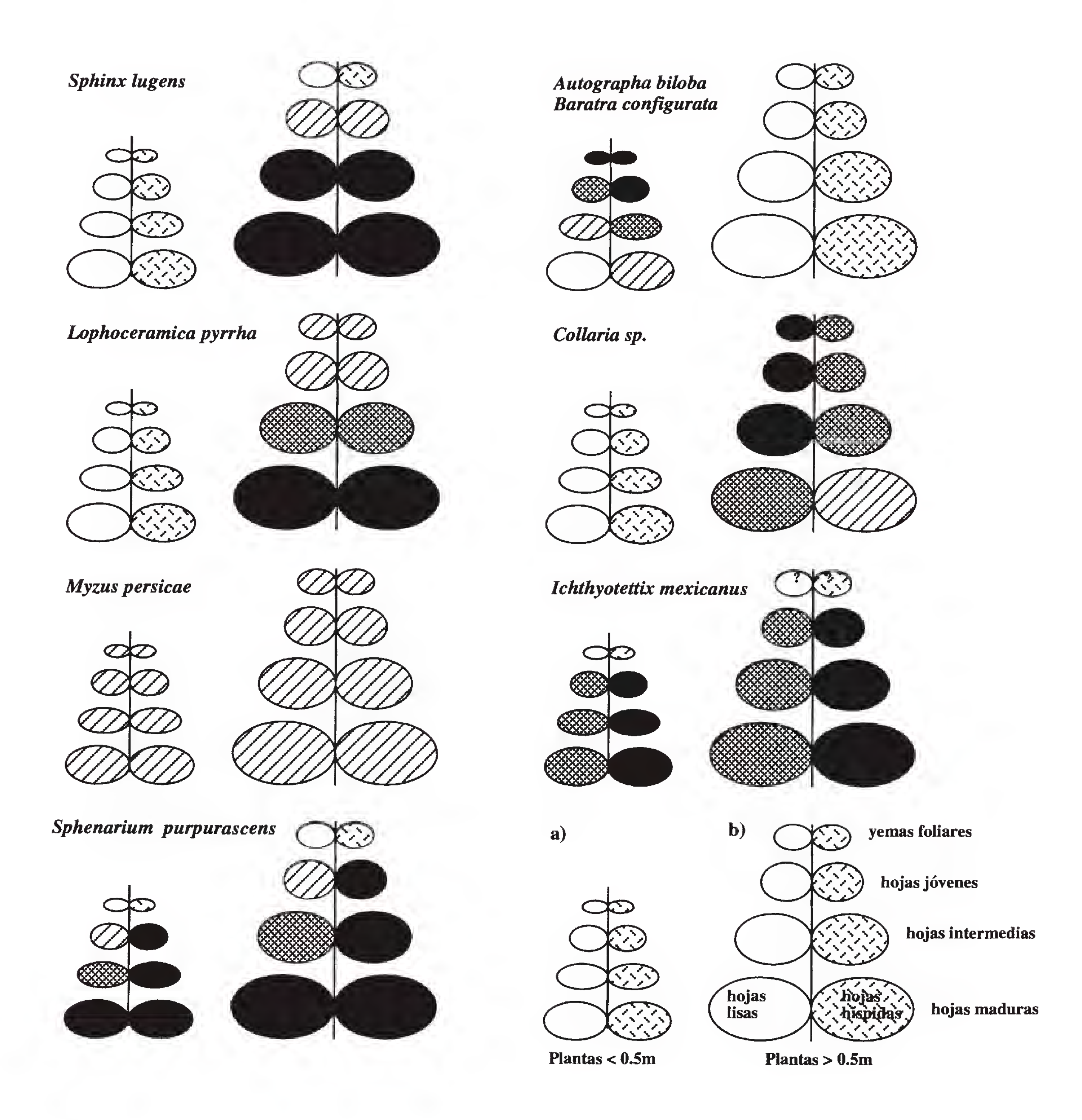



Fig. 1. Representación diagramática de las preferencias alimenticias y de asentamiento de ocho especies de herbívoros por hojas híspidas y lisas de diferente edad (yemas, jóvenes, intermedias y maduras) de *Wigandia urens* en el Pedregal de San Angel. Se muestran plantas de dos tamaños a) <0.5 m y b) >0.5 m. La intensidad de preferencia está representada como: alta (sombreado), intermedia (cuadriculado), baja (líneas) y nula (en blanco). Esta figura resume la información acumulada en observaciones de campo (cuadro 1 y observaciones no mencionadas en este trabajo), los resultados experimentales previamente descritos en este estudio, e información publicada con anterioridad (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1992a).

La mayor diversidad y abundancia de herbívoros ocurrió de junio a septiembre (Cuadro 1). Durante los meses de octubre y noviembre los más numerosos fueron *Collaria* sp. (38% de las hojas), *S. purpurascens* (7%), *M. persicae* (2%) y *L. pyrrha* (1%). Al comparar el borde y el interior de la reserva, se encontró una mayor abundancia y diversidad de estos insectos en los bordes. Las preferencias de asentamiento sólo pudieron calcularse para *Collaria* sp. y para *M. persicae*. *Collaria* sp. mostró propensión por hojas lisas de *W. urens*, tanto jóvenes como intermedias ($x^2$= 73.72; P<0.001). Por su parte, el áfido *M. persicae* no presenta predilección por ningún tipo particular de hojas de diferente edad ($x^2$=4.72; P<0.05) ni con diferente pubescencia ($x^2$=1.73; P<0.05).

Cuadro 1. Abundancia y riqueza de especies de herbívoros encontrados sobre *Wigandia urens* en dos temporadas (1 de octubre y 14 de noviembre) y dos zonas (interior y borde) del Pedregal de San Angel, D.F. En todos los casos se muestrearon 288 hojas.

| | Número de registros | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1 octubre | | 14 de noviembre | |
| Especies[1] | interior | borde | interior | borde |
| *Collaria* sp. | 83 | 127 | 142 | 90 |
| *Sphenarium purpurascens* | 5 | 44 | 8 | 25 |
| *Myzus persicae* | 4 | 1 | 7 | 19 |
| *Aconophora pallescens* | --- | 1 | --- | 1 |
| *Lophoceramica pyrrha* | 4 | 10 | --- | 1 |
| *Sphinx lugens* | --- | 1 | --- | --- |
| *Baratra configurata* | 1 | --- | --- | --- |
| Total | 97 | 184 | 157 | 136 |

[1]Otras especies registradas en hojas de *Wigandia urens* en otras épocas del año pero no observadas en este muestreo particular fueron: *Graphocephala* sp. y una especie no identificada (Homoptera), *Autographa biloba* (Lepidoptera), *Sabulodes matrona* (Lepidoptera), *Liriomyza* sp. (Diptera), *Oecanthus* sp. e *Ichthyotettix mexicanus* (Orthoptera).

## Preferencias alimenticias

Los experimentos encaminados a tal objetivo señalan los siguientes patrones de selectividad (Cuadro 2). Machos y hembras de *I. mexicanus* no presentan preferencias entre hojas jóvenes y maduras de *W. urens*. Sin embargo, a nivel de pubescencia foliar, los machos comieron mayor cantidad de hojas híspidas a las 6 h de tratamiento, hecho que no ocurrió con las hembras. El porcentaje de área foliar consumida (% AF) por los machos de esta especie no difirió significativamente a las 12, 18 y 24 horas. A las 6 horas, los machos habían dispuesto de 2.3 $\pm$ 0.4% AF en hojas híspidas y 0.3 $\pm$ 0.3% AF en hojas lisas; a las 24 horas el uso de las primeras se mantuvo igual, mientras que el de las segundas se incrementó a 1.0 $\pm$ 0.8% AF. Los machos de *I. mexicanus* prefieren hojas

Cuadro 2. Preferencias alimenticias de cuatro especies de herbívoros hacia hojas de diferente edad y pubescencia de *Wigandia urens*. El número de réplicas en todos los diseños fue de 6 organismos con excepción del experimento con *Sphinx lugens* en el que se utilizaron 7 individuos.

| Especie edad/sexo | Diseño[1] | Tiempo (horas) | Resultado | *P*[2] |
|---|---|---|---|---|
| *Ichthyotettix mexicanus* | | | | |
| adultos/hembras | 2 | 12,18,24 | joven=madura | n.s. |
| adultos/machos | 2 | 12,18,24 | joven=madura | n.s. |
| adultos/hembras | 2 | 6,12,18,24 | híspida=lisa | n.s. |
| adultos/machos | 2 | 6 | híspida>lisa | <0.05 |
| | | 12,18,24 | híspida=lisa | n.s. |
| *Sphenarium purpurascens* | | | | |
| ninfas | 1 | 6,12 | joven=madura | n.s. |
| | | 24 | joven<madura | <0.05 |
| ninfas | 2 | 6,12,24 | joven=madura | n.s. |
| ninfas | 2 | 6,12,24 | híspida=lisa | n.s. |
| adultos/hembras | 1 | 8,24 | híspida=lisa | n.s. |
| adultos/machos | 1 | 8,24 | híspida=lisa | n.s. |
| adultos/hembras | 2 | 8,24 | híspida=lisa | n.s. |
| adultos/machos | 2 | 8,24 | híspida=lisa | n.s. |
| *Sphinx lugens* | | | | |
| larvas estadío 5 | 2 | 1,3,8,24 | híspida=lisa | n.s. |
| *Lophoceramica pyrrha* | | | | |
| larvas estadío 1 | 1 | 6,24 | joven<madura | <0.05 |
| | | 12 | joven<madura | <0.01 |
| larvas estadío 2 | 2 | 6,12,24 | híspida=lisa | n.s. |
| larvas estadío 2 | 3 | 6,12,24 | joven<madura | <0.05 |

[1]Ver métodos
[2]Prueba de *t* para muestras independientes (diseño 1); prueba de *t* para muestras pareadas (diseño 2); análisis de varianza de una vía (diseño 3); n.s.= no significativo a $P<0.05$.

híspidas en lugar de lisas (diseño 2). Las hembras de esta especie utilizan mayor cantidad de alimento que los machos. A las 24 horas éstas consumieron 13.6 ± 4.2 y 9.5 ± 2.7% AF de hojas híspidas y lisas respectivamente, lo cual puede estar relacionado con las diferencias de tamaño entre los sexos, pues las hembras miden de 2.8 a 3.2 cm de largo mientras que los machos 1.7 a 2.0 cm (Cano-Santana, 1987).

Las ninfas y los adultos de *S. purpurascens* comieron por igual hojas híspidas y lisas. Con base en los experimentos de diseño 2 se encontró que no hay preferencias de parte de las ninfas del tercer estadio de esta especie por una edad particular de hoja. Sin embargo, en el diseño 1, las ninfas del primer estadio consumieron más hojas maduras

a las 24 horas de tratamiento (hojas maduras = 7.35 ± 0.76; hojas jóvenes = 3.28 ± 0.66% AF consumida). Las larvas del quinto estadio de *S. lugens*, por su parte, no presentaron predilección alguna al ofrecerles hojas con diferente pubescencia, en tanto que las larvas de *L. pyrrha* se alimentaron de hojas maduras independientemente de la pubescencia. Al utilizar el diseño 3 para comparar los cuatro tipo de hojas, se encontró nuevamente un mayor consumo de hojas maduras.

En la figura 1 se sintetizan las preferencias alimenticias y de asentamiento de los ocho herbívoros más comunes: *S. lugens*, *L. pyrrha*, *Ichthyotettix mexicanus*, *S. purpurascens*, *A. biloba*, *B. configurata*, *Collaria* sp. y *M. persicae* con base en los resultados de los ensayos experimentales, los muestreos de herbívoros y las observaciones de campo. La información contenida en la figura fue complementada con datos previamente publicados y otros no mencionados en este trabajo (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1992a; Z. Cano-Santana, obs. pers). El diagrama ilustra la forma en que el mosaico de recursos presente en individuos de *W. urens* determina la ocupación y utilización de diferentes partes por los herbívoros asociados a esta planta.

## DISCUSION

*Wigandia urens* es una planta muy variable en sus características físicas y químicas (Ochoa, 1985; Cano-Santana y Oyama, 1992a). Sus hojas no sólo presentan variación por efecto de la edad, sino también por la densidad de tricomas urticantes. Al momento, sólo se sabe de la mayor riqueza nutricional de las hojas híspidas respecto a las lisas (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1992a). En términos generales, se desprende que cada especie de herbívoro tiene distintas predilecciones hacia plantas de edades y tipos diferentes de hojas. Por ejemplo, mientras *A. biloba* y *B. configurata* se asientan con más frecuencia en individuos jóvenes, *S. lugens*, *L. pyrrha* y *Collaria* sp. nunca se encuentran en los de esa edad. Asimismo, *Collaria* sp. prefiere hojas jóvenes sobre las maduras, y a las híspidas sobre las lisas, mientras que *S. purpurascens* consume principalmente hojas maduras y probablemente las híspidas. Por otra parte, los machos del chapulín *I. mexicanus*, anteponen como alimento las hojas híspidas sin importarle su edad y *S. lugens* da prioridad a las maduras independientemente de la pubescencia foliar. Un caso interesante es el de *M. persicae* que no presenta preferencias marcadas hacia hojas o plantas de determinada edad (ver Fig. 1). Cabe mencionar que estos resultados han sido confirmados con observaciones continuas de campo realizadas durante varios años (1987-1992) (Z. Cano-Santana, datos no publicados).

Una de las conclusiones más interesantes de estos resultados es que todos los herbívoros de *W. urens*, con excepción de *Collaria* sp., no tienen problemas para enfrentarse con los tricomas urticantes foliares. Cultivos de larvas de *S. lugens* y *L. pyrrha* realizados con dietas de hojas híspidas y lisas han demostrado que, en general, la tasa de crecimiento es más alta y la duración del estado larvario se acorta bajo una dieta de hojas híspidas (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1992b, en prensa). Esto haría suponer que los insectos que se alimentan de hojas híspidas tienen muchas ventajas, dada la mayor riqueza nutricional de las mismas. Sin embargo, el hecho de que la proporción existente entre hojas lisas e híspidas en la población de *W. urens* de la reserva del Pedregal no se mantiene constante, determina que las relaciones planta-insecto se mantengan sincronizadas temporalmente con la disponibilidad de cierto tipo de hojas y la presencia de los herbívoros (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1992a).

*Wigandia urens* en el Pedregal se manifiesta como un mosaico de posibilidades de alimentación, tanto espacial como temporalmente, que influye de diferentes maneras sobre sus herbívoros. Las preferencias alimenticias de éstos son un indicador de la posible variación en compuestos químicos tóxicos o en la calidad nutricional que afecta las hojas.

Esta diversidad de estrategias de preferencias alimentarias demuestra cómo cada especie de herbívoro se asocia de manera diferente a un mosaico de recursos. Whitham (1983) señala que en el sistema *Populus angustifolia* y áfidos de las agallas del género *Pemphigus*, el patrón de asentamiento de los herbívoros colonizadores refleja un mosaico de resistencia del hospedero que necesariamente afecta la adecuación de los áfidos. En el caso de *W. urens* el mosaico cobra más sentido, puesto que dificulta la localización del alimento simultáneamente a todos sus herbívoros, ya que ninguno de ellos puede explotar con la misma eficiencia todas las partes del mosaico. Por otro lado, la energía gastada por el herbívoro para la búsqueda del alimento se incrementa conforme la heterogeneidad de éste último es mayor. Cuando la disponibilidad de las partes comestibles disminuye, los individuos o las especies que utilizan las mismas partes del mosaico compiten entre sí sobre todo en condiciones de alto tamaño poblacional.

La agrupación de herbívoros en partes específicas del mosaico (como ocurre con las colonias de *L. pyrrha*) provoca que éstos puedan ser más aparentes para depredadores y parasitoides afectando las densidades de sus poblaciones y de sus futuras expectativas de vida (Attsat y O'Dowd, 1975; Feeny, 1976; Whitham, 1980). La existencia de un mosaico de recursos vegetales puede influir en el grado de especialización de los insectos hacia un tipo de hoja, incrementar el tiempo de forrajeo y la compatibilidad fenológica con la planta huésped (Schulz et al., 1982; Karban, 1992).

La variabilidad química foliar está estrechamente relacionada con el grado de desarrollo y de la pubescencia particular de cada hoja y con la conformación de un mosaico único representado por cada planta individual. Esta heterogeneidad de la población obstaculiza el ataque de los herbívoros con diferente grado de especialización. Sin embargo, el verdadero valor de esta variabilidad para el organismo vegetal sólo puede ser puesto en evidencia con experimentos en el campo, en los que se pueda establecer la relación entre el grado de variabilidad foliar y los niveles de daño producidos a cada individuo.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores de este trabajo agradecen a Sonia Careaga y Ricardo Vergara por su ayuda en el trabajo de laboratorio y de campo; a Ana Mendoza por facilitar las instalaciones donde se llevaron a cabo los experimentos y a Rosa María Murillo por su cuidadosa y constructiva revisión del manuscrito original.

## LITERATURA CITADA

Atsatt, P. R. y D. J. O'Dowd. 1976. Plant defense guilds. Science 193: 24-29.

Cano-Santana, Z. 1987. Ecología de la relación entre *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) y sus herbívoros en el Pedregal de San Angel, D.F. (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 157 pp.

Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1992a. Variation in leaf pubescence of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) and its implications for herbivory. Oecologia 92: 405-409.

Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1992b. Tricomas foliares, calidad del alimento y eficiencias de alimentación y crecimiento de *Lophoceramica pyrrha* (Lepidoptera, Noctuidae). Southwest. Entomol. 17: 333-339.

Cano-Santana, Z. y K. Oyama. (en prensa). Crecimiento de *Sphinx lugens* (Lepidoptera: Sphingidae) bajo una dieta de hojas híspidas y lisas de *Wigandia urens*. Folia Entomol. Mex. 87.

Carbajal-Moreno, L. 1975. Estudio ecológico de los insectos que viven en *Wigandia caracasana* HBK de una zona del Pedregal de San Angel, D.F. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 103 pp.

Denno, R. F. y M. S. McClure (eds.). 1983. Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press. Nueva York. 717 pp.

Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Recent Adv. Phytochem. 10: 1-40.

Karban, R. 1992. Plant variation: its effects on populations of herbivorous insects. In: Fritz, R. S. y E. L. Simms (eds.). Plant resistance to herbivores and pathogens. Ecology, evolution and genetics. The University of Chicago Press. Chicago. pp. 195-215.

McNeill, S. y T. R. E. Southwood. 1978. The role of nitrogen in the development of insect plant relationships. In: Harborne, J. B. (ed.). Biochemical aspects of plant and animal coevolution. Academic Press. Nueva York. pp. 77-98.

Ochoa G., S. 1985. Hydrophyllaceae. In: Rzedowski, J. y G. C. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México. Vol. II. Instituto de Ecología. México. pp. 262-267.

Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel (D.F., México). An. Esc. Nac. Cien. Biol. Méx. 8: 59-129.

Schultz, J. C. 1983. Habitat selection and foraging tactics of caterpillars in heterogeneous trees. In: Denno, R. F. y M. S. McClure (eds.). Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press. Nueva York. pp. 61-90.

Schultz, J. C., P. J. Nothnangle y I. T. Baldwin. 1982. Seasonal and individual variation in leaf quality of two northern hardwoods tree species. Am. J. Bot. 69: 753-759.

Valiente-Banuet, A. y E. de Luna. 1990. Una lista florística actualizada para la reserva del Pedregal de San Angel, México D.F. Acta. Bot. Mex. 9:13-30.

Waldbauer, G. P. 1968. The consumption and utilization of food by insects. Adv. Insect Physiol. 5: 229-288.

Whitham, T. G. 1980. The theory of habitat selection: examined and extended using *Pemphigus* aphids. Am. Nat. 115: 449-466.

Whitham, T. G. 1981. Individual trees as heterogeneous environments. Adaptation to herbivory or epigenetic noise? In: Denno, R. F. y H. Dingle (eds.). Insect life history patterns: habitat and geographic variation. Springer-Verlag. Nueva York. pp. 9-27.

Whitham, T. G. 1983. Host manipulation of parasites: within-plant variation as a defense against rapidly evolving pests. In: Denno, R. F. y M. S. McClure (eds.). Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press. Nueva York. pp. 15-41.

Zar, J. H. 1974. Biostatistical analysis. Prentice-Hall. Englewood Cliffs, Nueva Jersey. 620 pp.

*Acta Botánica Mexicana (1994), 28:41-55*

# TAXONOMIC NOTES ON *LEPANTHES DISTICHA* (ORCHIDACEAE: PLEUROTHALLIDINAE) AND ITS ALLIES IN MEXICO AND NORTHERN CENTRAL AMERICA

Paul M. Catling

8 Scrivens Drive
R. R. 3 Metcalfe
Ontario KOA 2PO
Canadá

AND

Gerardo A. Salazar

Herbario de la Asociación Mexicana
de Orquideología, A.C. (AMO)
Apartado Postal 53-123
11320 México, D.F.

## RESUMEN

En este trabajo se encontró que en las especies de *Lepanthes* con vainas negras de México y el norte de Centroamérica la forma del ápice de la hoja está correlacionada con otras características morfológicas y con el color de las flores. *Lepanthes nigriscapa* R. E. Schult. & G. W. Dillon, *L. quetzalensis* Luer & Béhar y *L. scopula* Schltr. presentan el ápice de la hoja redondeado-agudo y el apéndice del labelo poco evidente, ya sea con una porción sólida de menos de 0.1 mm de largo o reducido a un mechón de pelos, mientras que *L. inaequiloba* Ames & C. Schweinf. tiene hojas similares pero carece completamente del apéndice. *Lepanthes nigriscapa* es conocido solamente del tipo y se distingue por la total ausencia de un apéndice sólido y los sépalos laterales muy divergentes. Plantas con hojas acuminadas y un apéndice prominente y piloso fueron descritas por A. Richard y Galeotti como *Pleurothallis disticha*, concepto posteriormente transferido a *Lepanthes* por Garay y R. E. Schultes. *Lepanthes oestlundiana* R. E. Schult. & G. W. Dillon y *Lepanthes pristidis* Rchb. f. se consideran aquí como sinónimos de *L. disticha*. Material de Belice citado como *Lepanthes inaequiloba* Ames & C. Schweinf. y de Guatemala como *L. turialvae* Rchb. f., es referido a *L. disticha*. Otra especie con hojas acuminadas y vainas negras, *Lepanthes hondurensis* Ames, aparentemente endémica de Honduras, está cercanamente relacionada con *L. disticha* pero difiere en los lóbulos de los pétalos subiguales, ampliamente elípticos o redondeados y el apéndice glabro. Se presenta la tipificación y la sinonimia de las especies y se incluye una clave para su identificación.

## ABSTRACT

The terminal shape of the leaf was found to be correlated with other morphological features and with flower colour in the group of *Lepanthes* with black sheaths from Mexico and northern Central

America. Plants with rounded-acute leaf tips, and the appendix inconspicuous and either with a solid portion less than 0.1 mm long or reduced to a tuft of hairs include *Lepanthes nigriscapa* R. E. Schult. & G. W. Dillon, *L. quetzalensis* Luer & Béhar and *L. scopula* Schltr.; *L. inaequiloba* Ames & C. Schweinf. has similar leaves but lacks entirely an appendix. *Lepanthes nigriscapa* is known only from the type material and is distinguished by a total absence of a solid appendix as well as by its divergent lateral sepals. Plants with acuminate leaves and prominent hairy appendix were first described by A. Richard and Galeotti as *Pleurothallis disticha* and later tranferred to *Lepanthes* by Garay and R. E. Schultes. *Lepanthes oestlundiana* R. E. Schult. & G. W. Dillon and *L. pristidis* Rchb. f. are best treated as synonyms of *L. disticha*. Material reported as *Lepanthes inaequiloba* Ames & C. Schweinf. from Belize and as *L. turialvae* Rchb.f. from Guatemala is all referable to *L. disticha*. Another species with acuminate leaves and black sheaths, *Lepanthes hondurensis* Ames, apparently endemic to Honduras, is closely related to *L. disticha*, but differs in having the lobes of the petals subequal, broadly elliptic or rounded, and a glabrous appendix. Typification, synonymy and a key to the species are included.

It was realized that *Pleurothallis disticha* A. Rich. & Galeotti was actually a species of *Lepanthes* by Garay and Schultes, who published a new combination in the latter genus in a synopsis of the Mexican *Lepanthes* (Schultes and Dillon, 1959). However, this synopsis did little more than to apply the name to a plant and include the concept in a key. Nothing was added to the scanty original description and there was no indication of examination of type material making it unclear on what basis the name was applied. Furthermore the key provided by Schultes and Dillon did not place with *L. disticha* some plants that appeared to belong there. The work reported here was designed to establish the correct identity of *Lepanthes disticha,* to determine synonymy, and to compare *L. disticha* with some similar species with blackened sheaths, short inflorescences and ovate leaves, found in Mexico and northern Central America. While the latter is an instructive grouping it is not necessarily a natural group.

## METHODS

Specimens of *Lepanthes* with black sheaths from Mexico and northern Central America at AMES and AMO were examined to determine whether distinct groups existed. Type material of *Lepanthes disticha* was borrowed from P and W and critically examined. A flower bud was softened in soapy water, dissected and drawn. Photographs of the type material of *Lepanthes pristidis* Rchb.f. and the types of *Lepanthes hondurensis* Ames, *Lepanthes inaequiloba* Ames & C. Schweinf., *Lepanthes nigriscapa* R. E. Schult. & G. W. Dillon, *Lepanthes oestludiana* R. E. Schult. & G. W. Dillon, and *Lepanthes quetzalensis* Luer & Béhar were examined to determine their relationships.

## RESULTS

The following key and synonymy take into account the information discussed under each taxon in the following paragraphs. While this work accounts for all species known to us in the specified group in the region under study, other synonyms may yet be found among the taxa described from other parts of Central America and the West Indies.

Key to the *Lepanthes* species of Mexico and northern Central America which have black sheaths, ovate leaves and distichous inflorescence shorter than the leaf

1a. Leaves rounded-acute at the tip (sometimes somewhat acuminate upon drying); appendix of lip absent or inconspicuous from above and either reduced to a tuft of hair or with the solid portion to 0.1 mm long ............................................................... 2

2a. Lip without either a solid appendix or a tuft of hairs occupying its position; column conspicuously longer than the lip ........................................ *Lepanthes inaequiloba*

2b. Lip either with a very short and inconspicuous appendix or the position of the appendix occupied only by a tuft of hairs; column about equal to the lip in length ............ 3

3a. Lip without a solid appendix, the position of the appendix occupied by a tuft of hairs; tips of the lateral sepals divergent, the distance between the tips approximating the maximum width of the joined lateral sepals which are conspicuously wider than the dorsal sepal ........................ *Lepanthes nigriscapa*

3b. Lip with a very short and inconspicuous hairy appendix 0.03-0.1 mm long; distance between the tips of the lateral sepals less than their maximum width and joined lateral sepals little if any wider than the dorsal sepal ....................................... 4

4a. Upper and lower petal lobes strongly convergent, sometimes so much as to form a cross; petals red near the proximal base of the lobes, orange or yellow elsewhere (except sometimes at tip of upper lobe, elsewhere red); connective of the lip grooved above the appendix and with a small protuberance on either side of the groove on the distal edge ........................... *Lepanthes quetzalensis*

4b. Upper and lower petal lobes not convergent, or slightly convergent but never so much as to form a cross; upper lobes of the petals with a narrow submarginal yellow band, otherwise red or reddish-orange; lip not prominently grooved above the appendix and the distal edge entire .................... *Lepanthes scopula*

1b. Leaves acuminate (narrowed to an extended tip); appendix of lip a solid, well developed structure, conspicuous from above and 0.2-0.4 mm long ........................................... 5

5a. Lobes of the petals broadly elliptic or rounded, approximately equal in size and shape, red around the edges and yellow centrally; appendix of the lip smooth ....................................................................... *Lepanthes hondurensis*

5b. Lobes of the petals unequal, the upper oblong-ovate and larger and usually longer than the lower which are triangular and somewhat acute, the upper lobe red on the outer edge and at the base, yellow centrally, the lower lobe with a very little red along the outer edge and near the tip, otherwise yellow; appendix of the lip hairy ................................................. *Lepanthes disticha*

**Lepanthes disticha** (A. Rich. & Galeotti) Garay & R. E. Schult., Rhodora 61: 6. 1959.

*Pleurothallis disticha* A. Rich. & Galeotti, Ann. Sci. Nat. sér 3, 3: 16. 1845. TYPE: MEXICO: Veracruz: Cordillera, Jun.-Oct. 1840, *H. Galeotti 5132* (Lectotype, here designated, right-hand plant, W-Reichenbach 12768!; Isolectotypes, W-Reichenbach 54564!, 12695!, 54525!, P s.n.!).

*Lepanthes pristidis* Rchb.f., Linnaea 22: 820. 1849. TYPE: MEXICO: Jalapa: *Leibold s.n.* (Holotype: W-Reichenbach!, photo AMES!).

*Lepanthes oestlundiana* R. E. Schult. & G. W. Dillon, Rhodora 61: 10, pl. 1235. 1959. TYPE: MEXICO: Veracruz: Zacuapam, 12 Feb. 1932, *Otto Nagel 2657* (Holotype: AMES 51708!).

Additional Material Examined: BELIZE: El Cayo: growing on branchlets of the highest trees, Valentin, June-July 1936, *C. L. Lundell 6267* (AMES). Toledo: 3 km SW of Machaca Forest Station on S side of road to Lagoona, 10 May 1985, *P. M. Catling & V. R. Brownell B 72.2* (AMO). GUATEMALA: Alta Verapaz: Río Sachichaj, entre Cobán y la Finca (Laguna) Santa Isabel Sapalá, 650 m, febrero 13, 1990, *G. A. Salazar, M. A. Soto & P. M. Catling s.n.* (AMO); vicinity of Laguna Sapalá (Chajvovuch), 1 mi SW of Sibicté, alt. 280 m, 11 March 1942, *J. A. Steyermark 44908* (AMES). Izabal: Cerro San Gil, along Rio Frio, alt. 75 m, 17 Dec. 1941, *J. A. Steyermark 39915* (AMES). HONDURAS: Comayagua: Pito Solo, Lake Yojoa, 2000 ft., 25 August 1932, *J. B. Edwards 98*, sub *L. hondurensis* (AMES). MEXICO: Chiapas: Ocosingo: cascadas del Río Lacanjá, 3 km SO del Centro Arqueológico Bonampak, 300 m s.n.m., selva alta perennifolia, floración continua en el campo, epífita sobre arbustos a pleno sol, flor amarilla con naranja, hojas cobrizas, marzo 1982, *M. A. Soto s.n.* (AMO). Veracruz: Totutla: Rancho Zacuapam (junto al Rancho El Mirador), ca. 2 km de Mata Oscura, 950 m s.n.m., epífita escasa, en tronco delgado de árbol con musgo, cañada de arroyo con rocas y relicto de selva mediana perennifolia junto a cafetales, hoja algo teñida de morado, sépalos amarillos, pétalos y labelo naranja con rojo, colecta 5 agosto 1987, prep. mat. cultivado 14 septiembre 1988, *G. A. Salazar 3274, 3275 & I. Aguirre* (AMO).

This is a lowland species of humid tropical and tropical montane forests. The "Alt. about 2924 m" which appears with the citation of the type in the original description of *L. oestlundiana* (Schultes and Dillon, 1959) is a mistake (and a mystery). On the label of the type sheet the altitude is given as "ca. 900 m".

The type material of *Lepanthes disticha* consists of four sheets in the Reichenbach herbarium at W and one sheet at P. Unfortunately the specimen at P consists only of a portion of a stem and a leaf, and there is no indication that there was ever any more. It bears Galeotti's label which reads "fl. roses et rouges, sur les arbres a 3000 ft, Cordillera, Veracruz, Mexico, Jun.-Oct. 1840, *H. Galeotti 5132*". The sheaths are blackish and hispidulous on the nerves and the leaf is ovate. The plate at P (plate 8, A-D) which is separate from the sheet is apparently not a *Lepanthes* and may be disregarded.

Of the four sheets at W, two have mounted specimens, while two are drawings (12695 and 54525). The specimens on the two sheets at W closely resemble each other and the fragment at P in having ovate leaves and blackish sheaths muricate (or hispidulous) on the nerves and in being approximately the same size. These specimens also resemble very closely the better of the two drawings (12695). Both sheets have whole plants with inflorescences and flowers in bud. Number 12768 has Galeotti's label with exactly the same information as the specimen at P, but with an additional slip of paper upon which is written "*Pleurothallis disticha* nob.". This specimen is most likely to have been the one seen and used by Richard and we suggest it as lectotype. Number 54564 has a piece of tracing paper with rather poor drawings of an inflorescence and a flower bud with the number "*5132*" written

on it as well as the label data that appears on Galeotti's partially printed labels on the sheets mentioned above. In addition this sheet has another poor drawing of a plant with an elongate rhizome, which otherwise corresponds to the specimen mounted below it. There are two labels in the lower right-hand corner of this sheet, the lower a Musei Palat. Vindob. label but the upper which reads "*5132 Pleuroth. disticha* fleurs jaunes, labelle rose, 2 à 3 fleu." appears to be an original label so that the reference to yellow flowers with a red lip is significant. The original description refers to "flor. luteis" and these references to yellow are in contrast to the "rouge et rose" which appears on the other labels.

The better of the two drawings at W (12695) has written on the lower left of the sheet upon which the drawing appears "*Pleurothallis disticha* nob." apparently in the same hand as the label on the lectotype. We believe this to be Richard's handwriting and the drawing attributable to Galeotti. The drawing includes four stems each with a leaf as well as roots. Three of the leaves have inflorescences. One of the stems and leaves is coloured and the inflorescence with the coloured leaf bears a flower. The drawing generally corresponds in size to the specimens and the coloured stem and leaf is almost exactly the same as one of the stems and leaves on W 54564, i.e., stem 88 mm tall, leaf 44 mm long. The inflorescence corresponds in length to those of the specimens and the pedicels are shown to be of similar length, i.e., 3-4 mm long. Thus the illustration appears to be drawn to natural size. The importance of this is that it provides an indication of the size of the mature flower. The illustrated flower, coloured yellow, is 5.7 mm long, the lateral sepals being 3.7 mm long and the dorsal sepal 2 mm long.

Also in the Reichenbach herbarium at W with one of Galeotti's labels is a specimen from Oaxaca (*H. Galeotti 5294*), W-Reichenbach 54565). This specimen has pale sheaths and an inflorescence with ascending pedicels less than 2 mm long. There is no name on Galeotti's label and the name "*Lepanthes disticha*" appears only on the Herb. Musei Palat. Vindob. label. Consequently this sheet, despite the label, is not to be considered type material of *Lepanthes disticha*.

Two of several buds from no. 12768 (from an inflorescence beneath the leaf) were so immature that the drawings of floral parts (Fig. 1G-J) cannot be considered to closely represent a mature flower, but nevertheless they do provide some very useful and reliable information. Most important is the fact that the lip has an appendix, contrary to the key in Schultes and Dillon (1959). Schultes and Dillon evidently thought that there was no appendix because a drawing of the lip sent to AMES (along with drawings of sepals and a petal) did not show an appendix. These drawings accompany a photo of the specimen at P, but they were made by Dr. Leslie A. Garay in 1953 from material from the Reichenbach herbarium which Garay had on loan in Toronto (L. A. Garay pers. comm.). These drawings, quite possibly made from a flower bud (subsequently lost) from the lectotype, are useful in establishing the shape of floral parts, despite the fact that they do not show the appendix. Regardless, an appendix is definitely a characteristic of the lectotype, and furthermore the appendix from one of the buds is distinctly hairy as are the apices of the lip blades. The floral parts illustrated by Garay (Fig. 1C-E) were almost certainly from a bud because the sepals are only 1-1.5 mm long.

Schultes & Dillon (1959) evidently examined tracings at AMES of drawings accompanying the type of *Lepanthes pristidis* Rchb.f. in the Reichenbach herbarium. They accepted *L. pristidis* on the basis of it having the anterior (i.e., lower) petal lobe suborbicular and the posterior lobe falcate. In fact what they interpreted as falcate posterior lobes,

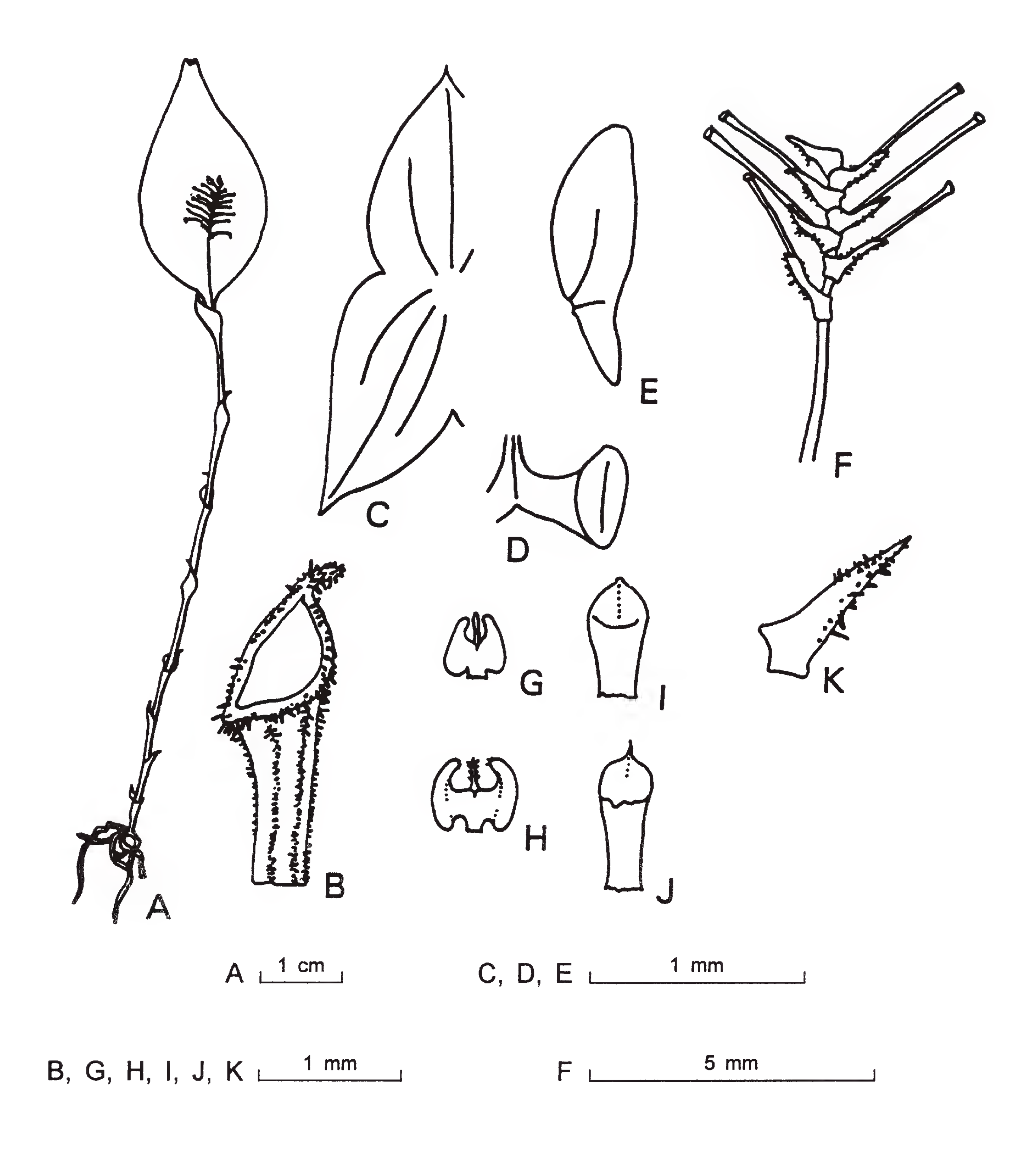



Fig. 1. Type material of *Lepanthes disticha*. A. plant (W-Reichenbach 12768 right); B. upper portion of cauline sheath (W-Reichenbach 54564 right); C-E. drawings made by L. A. Garay at AMES; C. sepals on left side of flower; D. portion of lip; E. petal; F-K. inflorescence and floral parts from flower buds (W-Reichenbach 12768 right); F. portion of inflorescence with pedicels and bracts; G-H. lips from above; I-J. columns from above; K. floral bract.

evidently in the central open flower, is the lip opened and turned backward onto the dorsal sepal. In the drawing to the lower left, the clearly oblong posterior lobes of the petals are folded onto the lateral sepals, concealing the inner floral parts. Schultes and Dillon (1959) misinterpreted these as the anterior lobes since they lie on the lateral sepals, but the fold is clear in the illustration. The distichous inflorescence, shorter than the leaf, and the blackened hispidulous sheaths suggest that this plant is definitely one of the group under study. This and the acuminate leaves suggest that *L. pristidis* is also a synonym of *Lepanthes disticha*. The reason that it does not key to *L. disticha* in Schultes and Dillon (1959) is that they believed it to be without an appendix. While it is true that the eight transcribed drawings at AMES do not show an appendix, the original drawings are nine in number and the uppermost shows the terminal portion of a lip with an appendix. An appendix is also shown in drawings of material from Cuba (*Wright 1512*) that Reichenbach f. labelled "*L. pristidis*" (W-Reichenbach). Reichenbach f. (1855, p. 151) noted that his *L. pristidis* was probably the same as *Pleurothallis disticha* (i.e., *L. disticha*) described by Richard and Galeotti, and he was frustrated by their very short and uninformative description qualifying it as "Descriptio miserrima miserabilior".

The type of *L. oestlundiana* consists of three plants on a sheet, AMES 51708, from the K. Erik M. Östlund herbarium. There are also some flowers from the type in glycerine on slides at AMES. A number of characteristics, such as the blunt-tipped column, lip with a well developed appendix (Fig. 2B), acuminate leaves and black sheaths suggest that *L. oestlundiana* is best treated as a synonym of *L. disticha*. The key in Schultes and Dillon (1959) is incorrect in suggesting that the lip of this species is without a midlobe (i.e., an appendix). Schultes and Dillon (1959) separated this species from *L. disticha* on the basis of its long-acuminate sepals and recurved lateral sepals, but the difference does not seem to be very substantial. In case where it is much more extreme, such as in *Lepanthes acuminata*, the long-acuminate shape of the sepals is a useful character, but it is not so with respect to the type of *L. oestlundiana*.

The following description of *Lepanthes disticha* was drawn from the two sheets (12768, 54564) and the better drawing (12695), all in the Reichenbach herbarium at W. The original description reads "Folio ovali-acuminato; spica parvula; flor. pedicellatis luteis distichis minimis."

Epiphytic herb, caespitose, 9.6-12.7 cm tall. Roots to at least 3 cm long and 0.6 mm in diameter. Stems monophyllous, 5.5-8.8 cm long, concealed by 7-8 funnelform sheaths: sheaths blackish, long-acute at the apex, ciliate along the reflexed margin of the mouth, hispidulous along the veins. Leaf blades ovate, somewhat acuminate, tridenticulate at the apex, glabrous, thick, green above and below, 29-44 mm long, 14-18 mm wide. Inflorescences racemose, 4-10 mm long, extending to a little more than 1/2 the lenght of the leaf blade at maturity, borne by a filiform peduncle up to 25 mm long arising from the stem apex within the uppermost cauline sheath, up to 3 inflorescences per stem, each producing 8-24 flowers but only 1-2 (3) flowers open at a time within an inflorescence. Floral bracts sheathing, ciliate on the back and near the apex, 1-1.3 mm long. Pedicels (2) 2.2-3.8 (4) mm long. Flowers yellow with red lip. Dorsal sepal ovate, subacute, 3-nerved, ca. 2 mm long. Lateral sepals ovate, more or less acute, ca. 3.7 mm long. Petals transversely extended into two oblong lobes, possibly ciliate, the upper lobes larger, at least 1 mm long. Lip bilobed, cordate at the base, forcipate at the apex; the apically hairy blades at least 0.5 mm long, with a sinus opposite the point of adnation with the column and a hairy appendix

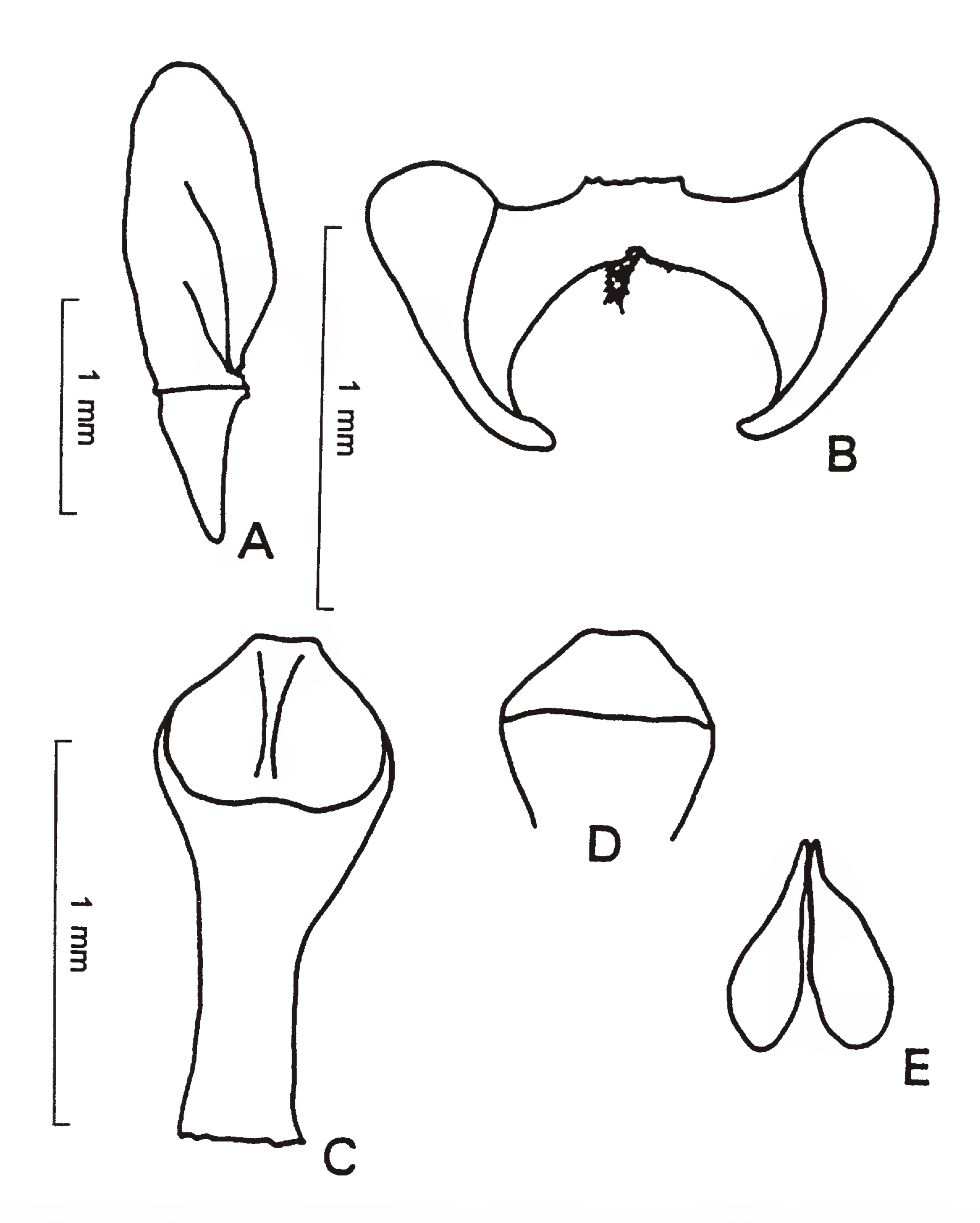



Fig. 2. Type material of *Lepanthes oestlundiana*. A. petal; B. lip from above slightly spread; C. column from above; D. tip of column from below; E. pollinia. Camera lucida drawings by P. M. Catling from flowers from the type in glycerine on a slide at AMES. The slide was prepared by R. E. Schultes who described the species.

at least 0.25 mm long below the sinus. Column at least 0.8 mm long, the stigma apparently ventral. Pollinarium at least 0.5 mm long, yellow.

Based on what is known about the distinctive features of *Lepanthes*, *L. disticha* has the following combination of characters that are useful in identifying it: It is a medium sized plant with ovate leaves, black hispidulous sheaths, an inflorescence shorter than the leaves with relatively long pedicels, and a lip with a fairly prominent appendix. We can be certain that the appendix is well developed and that it and the apices of the blades of the lip are ciliate. Reference to "eciliate petals" by Schultes and Dillon (1959) is probably based on the drawings sent by Garay (see above) which do not show hairs.

To the description of *L. disticha* based on the type material we can add some information obtained from complete living specimens. The leaves often are suffused with copper-brown, the petals are entirely papillose, with the margins more conspicuously ciliate, the lip is papillose, with short hairs at the apices of the blades, and the blades are comma-shaped and flat. The appendix is linear, shortly pubescent near the apex, incurved and 0.2-0.25 mm long.

Material of this species was the basis for reports of various other species in Mexico and northern Central America. The material from Guatemala was determined and reported as *L. turialvae* Rchb.f. (Ames and Correll, 1952), the identity of the latter species having been recently established by Luer (1987).

**Lepanthes scopula** Schltr., Feddes Repert. 10: 356. 1912. TYPE: GUATEMALA: Alta Verapaz: Cobán, 1350 m, September 1907, *H. von Türckheim II-1840* (Lectotype designated by P. M. Catling [1990]: US!; Isolectotype: AMES!).

This species was described and illustrated by Catling (1990). Incomplete specimens probably best referred to this species are part of the basis for reports of *L. turialvae* from Guatemala (Ames and Correll, 1952).

**Lepanthes inaequiloba** Ames & C. Schweinf., Sched. Orch. 10: 46. 1930. TYPE: COSTA RICA: Province of San José: Laguna de la Chonta, northeast of Santa María de Dota, 2000-2100 m altitude, December 18, 1925, *P. C. Standley 42304* (Holotype: AMES!).

The holotype includes 3 plants, one with a flower and an additional flower in a packet. A third flower, illustrated in Fig. 3D-F, was removed from the middle part (vertically on the sheet) but remains with the sheet in a sealed glass bottle.

The specimens providing the basis for the report of *L. inaequiloba* from Belize (*Lundell 6267*) were refered to *L. disticha* (Catling and Catling, 1988) on the basis of the smaller flower size of the latter species. Now that a flower from the type of *L. inaequiloba* has been examined we have additional support for this decision. This flower (Fig. 3D-F) has a lip with very elongated blades and entirely lacks an appendix. This is in direct contrast to a lip from the Belizean collection (Fig. 3A-C). The flower of *L. inaequiloba* also differs in other ways, such as the less divergent lateral sepals, relatively long column and relatively small lower petal lobes. The Belizean plant (*Lundell 6267*) is clearly referable to *L. disticha* in having a lip with a ciliate appendix, lateral sepals divergent, leaves acuminate and similar flower colour, although the width of the yellow stripe on the upper petal lobe is subject to some variation. It matches specimens from Mexico, Honduras and Guatemala closely (see material cited above).

**Lepanthes hondurensis** Ames, Proc. Biol. Soc. Wash. 44: 43. 1931. TYPE: HONDURAS: Atlántida: Lancetilla Valley, near Tela, 11 March 1923, *O. Ames II.171* (Holotype: AMES!).

Additional Material Examined: HONDURAS; Dept. Cortés: Rio Lindo, 13 Sept. 1933, *J. B. Edwards 230* (AMES).

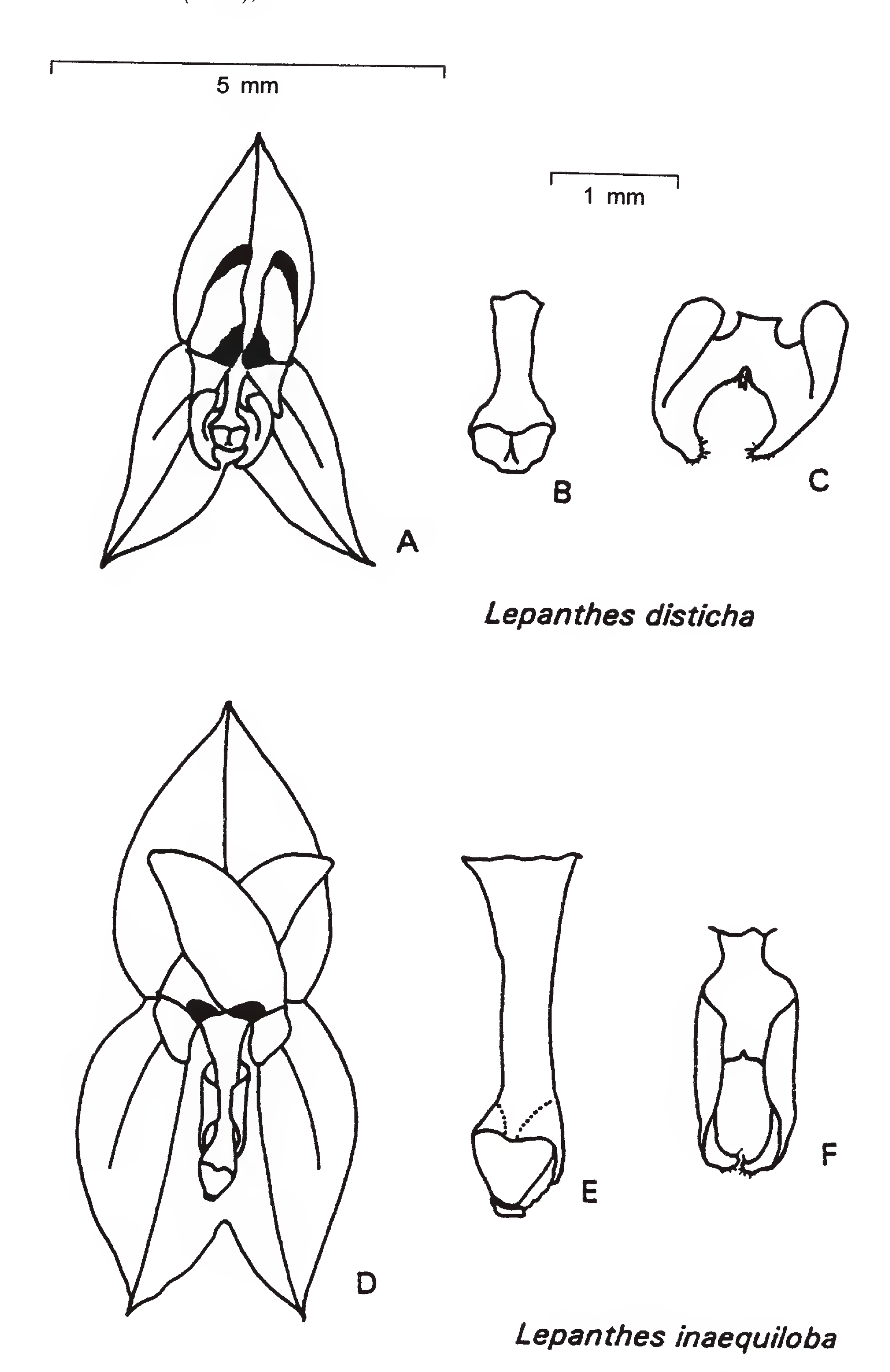



Fig. 3. Flowers, columns and lips of *Lepanthes disticha* (A-C) and *Lepanthes inaequiloba* (D-F). Based on camera lucida drawings by P. M. Catling made from material from *Lundell 6267* (AMES) for *L. disticha* and from *Standley 42304* (AMES), type of *L. inaequiloba*.

*Lepanthes hondurensis* is also a member of the group under study. The type material of this concept at AMES is ample and includes both sheets and flowers from the type in bottle 262 in the spirit collection. The leaves are acuminate and the appendix is well developed. Consequently this species seems closely allied to *L. disticha*, but is maintained because of its distinctive petals, flower colour and non-ciliate appendix.

The additional specimen cited above was not listed by Ames with the original description or later (Ames, 1933). This species was well illustrated by Blanche Ames in an article by Oakes Ames (Ames, 1933). Additional illustrations of *Edwards 603* from bottle 262 in the spirit collection at AMES are shown in Fig. 4. To the relatively good original description it may be added that: the stems are 5-9 cm long with 5-9 blackened sheaths which are muricate at the mouth to muriculate on the veins; the leaves are ovate and acuminate, (12) 30-50 mm long and (8) 13-22 mm wide; the inflorescence is 10-25 mm long and extends 1/3-2/3 the length of the leaf; the pedicellate ovary of a peak flower is 2-4 mm long; a ripened capsule is ca. 4.5 mm long and up to 3 mm wide.

**Lepanthes nigriscapa** R. E. Schult. & G. W. Dillon, Rhodora 61: 8, pl. 1235. 1959. TYPE: MEXICO: Oaxaca: Pacific slopes, NW of Pluma Hidalgo, near coffee plantation Copalita, alt. about 1100 m, 19 October 1936, *O. Nagel & Juan G.[onzález] 6441* (Holotype: AMES!).

The type of *L. nigriscapa* includes one large plant and a fragment of two others on sheet 51713 at AMES as well as flowers from the type in bottle 2508 in the spirit (alcohol) collection at AMES. The type has black sheaths, as the epithet implies, and is part of the group under study as is clear from the illustration in Schultes and Dillon (1959, plate 1235). All of the leaves on the type sheet are rounded-acute and the lip is entirely without an appendix, there being only a tuft of hairs in the usual position of the appendix (Fig. 5). Thus the material resembles closely *L. scopula* Schltr. which has been recently illustrated and lectotypified (Catling, 1990). However, the extreme apices of the upper petal lobes from the type of *L. nigriscapa* are rounded whereas in *L. scopula* they are often rather pointed. There is substantial variation within *L. scopula* with respect to the shape of the petals. For example, a flower illustrated by Catling (1990, Fig. 9) with rather pointed lobes, like the lectotype and corresponding to a flower from a Mexican plant (Catling, 1990, Fig. 10) is from the same plant as a flower with shorter and rounded lobes (Catling, 1990, Fig. 4) which approaches the type of *L. nigriscapa* (Fig. 6) in this respect.

It is to be noted that the type material of *L. nigriscapa* is variable in length of the lower petal lobe, that shown in Fig. 6 being much larger than illustrated by Dillon in plate 1235 accompanying the original description (Schultes and Dillon, 1959). Another important thing to note is that the column in the flowers of *L. nigriscapa* appears relatively long, yet this is to some extent a consequence of its orientation parallel to the sepals, rather than perpendicular, in the flowers examined.

There are two important characteristics by which the type material of *L. nigriscapa* differs from both *L. scopula* and *L. quetzalensis*. Firstly the lateral sepals of *L. nigriscapa* are divergent, the distance between their tips approximating their maximum width. In *L. scopula* and *L. quetzalensis* the lateral sepals are not very divergent, the distance between their tips being much less than their maximum width. The lateral sepals of *L. nigriscapa* also differ in being much wider than dorsal sepal. Secondly, there is no appendix in the

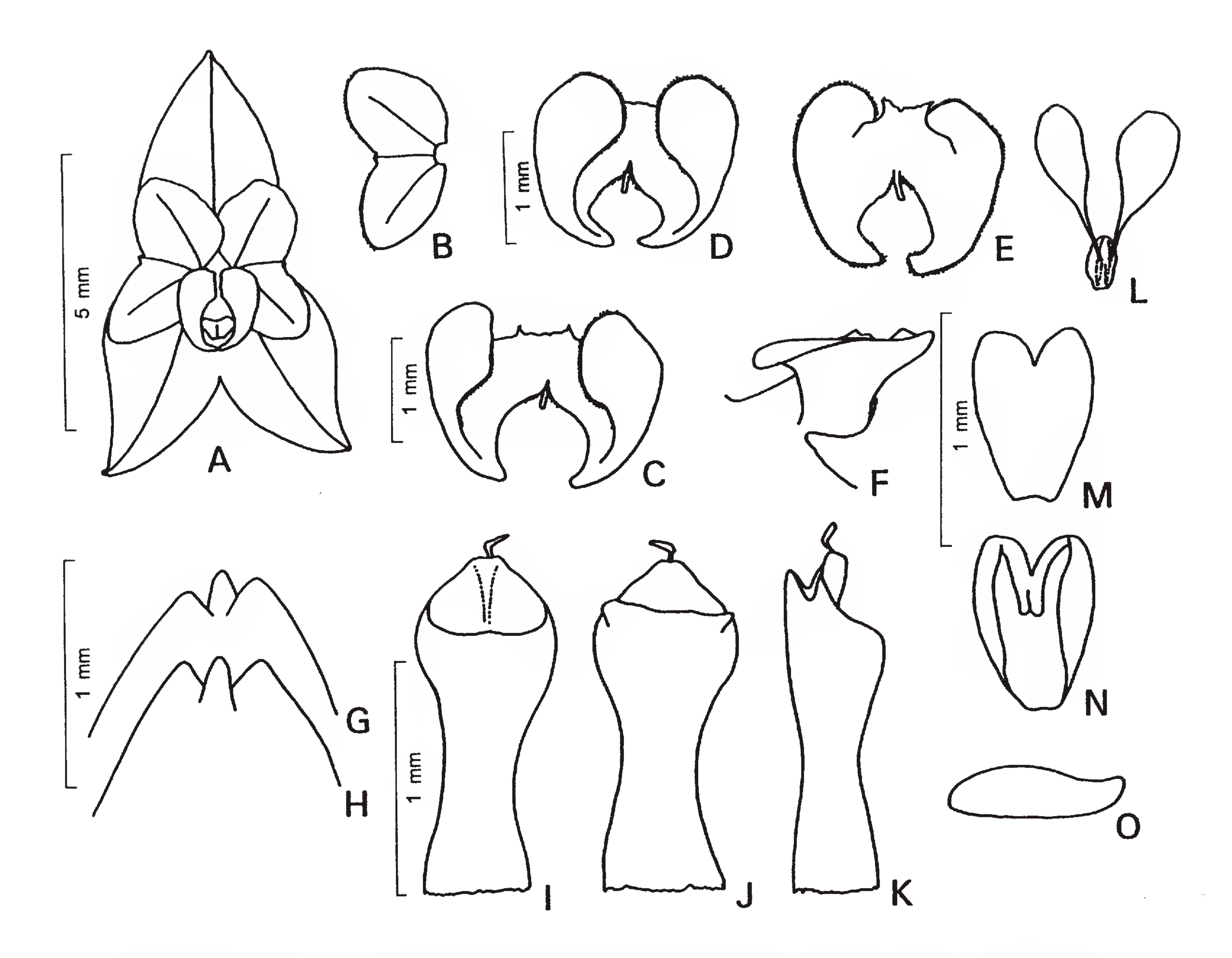



Fig. 4. *Lepanthes hondurensis* from *Edwards 603* in bottle 262 in the spirit collection at AMES. A. flower from above; B. petal; C-D. lips from above; E. lip from below; F. lip from side; G. tip of leaf from above; H. tip of leaf from below; I. column from above; J. column from below; K. column from side; L. pollinarium; M. anther cap from above; N. anther cap from below; O. anther cap from side. Camera lucida drawings by P. M. Catling.

preserved type material of *L. nigriscapa*, only a minute tuft of hairs. Although the appendix is almost reduced to a tuft of hairs in *L. scopula* and *L. quetzalensis*, it is not totally so as claimed previously for *L. scopula* (Catling, 1990) since there is a solid structure 0.03-0.1 mm long in these two species. In *L. scopula* it does vary, but is most often 0.05-0.09 mm long, the 0.03 and 0.1 being unusual extremes based on examination of flowers from 40 plants from Guatemala. The divergent sepals and complete lack of an appendix suggest that *L. nigriscapa* should be mantained as distinct from *L. scopula* and *L. quetzalensis*, but additional information on variation in the plants from the southern sierra of Oaxaca may yet provide reason to treat it as a synonym. Unfortunately recent attemps to relocate the species at and near to the type locality have failed.

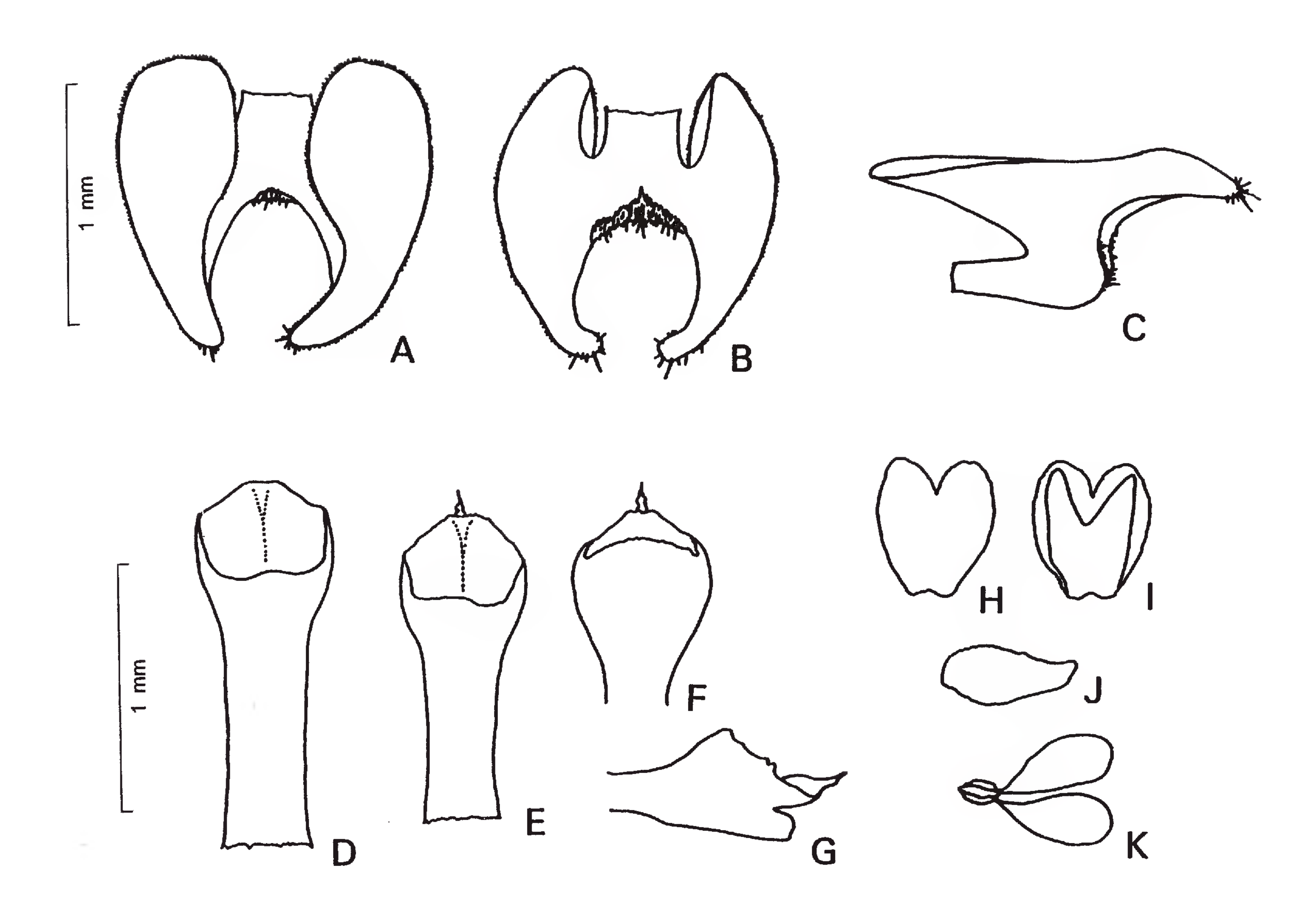



Fig. 5. Type material of *Lepanthes nigriscapa*. Floral parts drawn from *Nagel 6441*, the type material in bottle 2508 in the spirit collection at AMES. A. lip from above; B. lip from below; C. lip from the side; D-E. columns from above; F. tip of column from below; G. tip of column from side; H. anther cap from above; I. anther cap from below; J. anther cap from side; K. pollinarium. Camera lucida drawings by P. M. Catling.

**Lepanthes quetzalensis** Luer & Béhar, Lindleyana 5: 194, 198, fig. 1990. TYPE: GUATEMALA: Baja Verapaz: near Quetzal Preserve between Cobán and Union Barrios, alt. 1600 m, 11 Feb. 1990, *M. Béhar, J. Luer & C. Luer* (Holotype: MO!).

The holotype at MO includes only one plant with two flowers and the dissected parts of the flower from which the drawings accompanying the original description were made in a small bottle of spirit. In its non-divergent and relatively narrow lateral sepals, the flowers resemble those of *L. scopula*. The rounded-acute leaf tips are also much like those of *L. scopula* and the sheaths are blackish like those of other species included here. The small appendix 0.09 mm long in the preserved flower from which the illustration provided by Luer

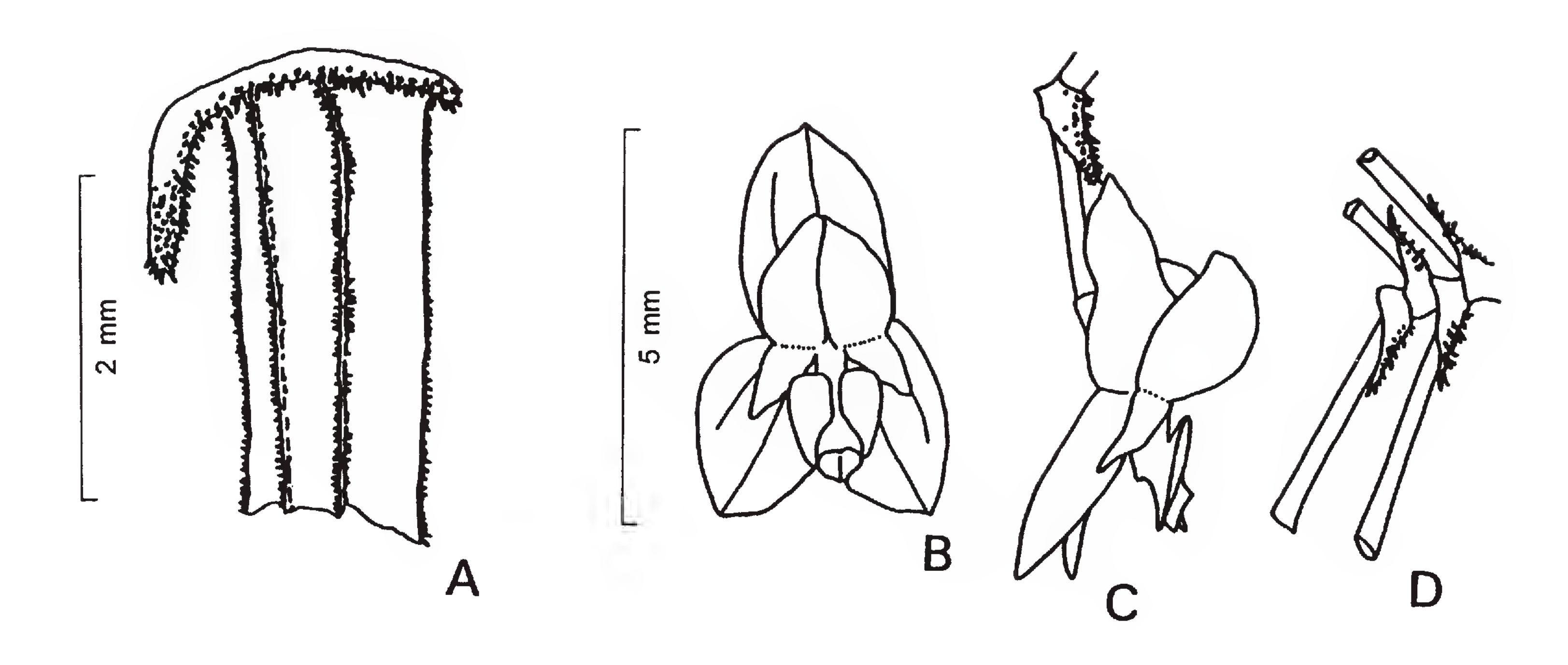



Fig. 6. Type material of *Lepanthes nigriscapa*. A. portion of cauline sheath (from *Nagel 6441*, AMES 51713); B-D. flowers and inflorescence from the type material in bottle 2508 in the spirit collection at AMES; B. flower from above; C. flower from side; D. portion of inflorescence. Camera lucida drawing by P. M. Catling.

(1990) was made, is comparable to that of larger examples of *L. scopula*. Unlike *L. scopula*, however, the petal lobes are somewhat convergent, sometimes to the extent of forming a cross, the papillae on the petal lobes are in lines along the length of the lobe, and the connective of the lip is grooved above the appendix, the edges of the groove becoming two small protuberances on the distal edge of the connective. As noted by Luer and Béhar (in Luer, 1990), the lower apices of the lip blades also tend to be downcurved and they are more downcurved in the few examples that we have examined than in *L. scopula*.

Examination of preserved material from Guatemala suggests that the distinctive features of the type material, including the lines of papillae on the petal lobes, are reliable.

*Lepanthes quetzalensis* is probably the same as what Hamer (1974) referred to *L. costaricensis* from El Salvador, but it is less clear that it is the same as what he referred to *L. costaricensis* from Nicaragua (Hamer, 1984). There is an illustration at AMES of Schlechter's type of *L. costaricensis* which was at Berlin and which was evidently destroyed. The floral analysis (column, lip and petal) accompanying the specimens do not seem to be very informative. The relationships between this and various other similar species occurring further to the south in Central America warrants further study. Most of the relevant names are listed by Luer (1987).

## ACKNOWLEDGEMENTS

Dr. Gustavo A. Romero, Curator of the Orchid Herbarium of Oakes Ames at Harvard University, provided extensive help with the use of facilities at AMES including the files and the spirit collection; Miguel A. Soto and an anonymous reviewer made useful suggestions to an earlier version of this report.

## LITERATURE CITED

Ames, O. 1933. The Honduran species of *Lepanthes*. Bot. Mus. Leafl. 1: 3-8, t.

Ames, O. and D. S. Correll. 1952. Orchids of Guatemala. Vol. 1. Fieldiana: Bot. 26(1): 1-395.

Catling, P. M. 1990. Typification and taxonomic characters of some of Schlechter's Guatemalan species of *Lepanthes*. Orquídea (Méx.) 12(1): 28-40.

Catling, P. M. and V. R. Catling. 1988. An annotated list of the orchids of Belize. Orquídea (Méx.) 11: 85-102.

Hamer, F. 1974. Las orquídeas de El Salvador. Vol. II. Ministerio de Educación, San Salvador. 426 pp.

Hamer, F. 1984. *Lepanthes costaricensis* Schltr. Icon. Pl. Trop.: pl. 1023.

Luer, C. A. 1987. A resolution to the problem of *Lepanthes turialvae* in Costa Rica and Panama. Lindleyana 2(4): 180-184.

Luer, C. A. 1990. New species of *Lepanthes* from Guatemala. Lindleyana 5(3): 182-198.

Reichenbach f., H. G. 1855. *Lepanthes pristidis*. Xenia Orch. 1: 151, 156, t. 50.

Schultes, R. E. and G. W. Dillon. 1959. Synopsis of the genus *Lepanthes* in Mexico. *Rhodora* 61(721): 1-20.

*Acta Botánica Mexicana (1994), 28:57-62*

# UNA NUEVA ESPECIE DE *PINGUICULA* (LENTIBULARIACEAE) DE LOS ESTADOS DE QUERETARO E HIDALGO, MEXICO

SERGIO ZAMUDIO

Instituto de Ecología, A.C.
Centro Regional del Bajío
Apartado Postal 386
61600 Pátzcuaro, Michoacán, México

Y

RICARDO ZIRAHUEN ORTEGA

Area de Ecología e Impacto Ambiental
Proyecto Hidroeléctrico Zimapán
Comisión Federal de Electricidad
Nicolás Zapata 270, Jardines de Torremolinos,
Morelia, Michoacán, México

## RESUMEN

En este trabajo se describe como nueva para la ciencia a *Pinguicula moctezumae*, del cañón del Río Moctezuma en los estados de Querétaro e Hidalgo, México. Esta especie se ubica en la sección *Orcheosanthus*, subsección *Violiformis*, junto con *P. gypsicola* Brandegee, por sus hojas de "verano" lanceolado-lineares.

## ABSTRACT

*Pinguicula moctezumae*, from the Río Moctezuma canyon in the Mexican states of Queretaro and Hidalgo is described as new. This species belongs to the section *Orcheosanthus*, subsection *Violiformis*, with *P. gypsicola* Brandegee, on account of its lanceolate-linear leaves.

A pesar del alto número de especies de *Pinguicula* descritas de México en los últimos años, aún podemos asistir con sorpresa al hallazgo de taxa que nos revelan nuevas combinaciones de caracteres. Este es el caso de una planta descubierta por el segundo autor y colaboradores en enero de 1994, quienes al recorrer el cañón del Río Moctezuma en el tramo entre la cortina y la Casa de Máquinas de la Presa Hidroeléctrica Zimapán, encontraron creciendo sobre el lecho de un pequeño arroyo una extraña *Pinguicula*, desconocida hasta entonces de la región.

---

Trabajo realizado con el apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, de la Secretaría de Educación Pública del Estado de Michoacán y de la Comisión Nacional de Biodiversidad.

Las plantas tienen hojas lanceolado-lineares, muy parecidas a las de *Pinguicula gypsicola* Brandegee; sin embargo, sus flores de mayor tamaño, con lóbulos circulares que con frecuencia se sobreponen, recuerdan más bien a *P. colimensis* McVaugh & Mickel. Esta combinación de caracteres la distingue con facilidad de otras especies de la sección *Orcheosanthus*, a la cual pertenece, por lo que se propone como nueva.

**Pinguicula moctezumae** Zamudio et R. Z. Ortega, sp. nov. Fig. 1.

Herba perennis. Folia radicalia rosulata, biformia; "hiemis" 20-30, crassa, elliptica vel oblongo-eliptica, apiculata, obtusa, base attenuata, 5-30 mm longa, 3-7 mm lata, facie concava, dorso obtuse carinata, apiculo glanduloso-pilosulo; "aestatis" 8-15(20), erecta, lanceolato-linearia, (50)60-100(130) mm longa, basi (3)5-8 mm lata, superne glandulis sessilibus et stipitatis dense vestita, marginibus revolutis, pallide viridia, in statu juveni apice incurvato vel in spiram torto, marginibus involutis, base ciliata. Hibernacula nulla. Pedunculi 1-5 erecti, filiformes, glanduloso-puberuli, basi glabrescentes, (60)70-140 mm alti, uniflori. Flores (35)45-55(65) mm longi (calcari incluso). Calyx bilabiatus, extus glandulis stipitatis dense obsitus; labium superum profunde tripartitum, lobis triangulari-lanceolatis; labium inferum usque ad 3/4 longitudinis bilobum, lobis oblongo-lanceolatis. Corolla ringens, profunde bilabiata, rosea vel violaceo-purpurea; labium superum bilobum, lobis orbiculatis, oblatis vel late cuneatis, rotundatis, (8)10-13 mm longis, (9)10-16 mm latis, inter se tegentibus; labium inferum paulo majus, trilobum lobis orbiculatis (9)10-15 mm longis, (8)10-15 mm latis, inter se tegentibus. Tubus brevissimus, infundibuliformis, 5-8 mm longus, sine palato, intus pilosus, pilis cylindrico-subulatis, irregulariter ordinatis. Calcar cylindrico-subulatum, (25)28-35(38) mm longum, violaceo-purpureum, intus pilosum pilis cylindrico-subulatis. Ovarium subglobosum, glandulis stipitatis nonnullis obsitum. Stigma bilabiatum, violaceum, labio infero superiorem superanti, suborbiculato, fimbriato. Capsula subglobosa, 4-6 mm longa, 4-4.5 mm lata, parum glandulis stipitatis obsita. Semina innumerabilia, fusiformia, ± 1 mm longa, 0.2-0.25 mm lata.

Planta herbácea perenne. Hojas basales arrosetadas, dimórficas, en dos series; las de "invierno" 20 a 30, crasas, elípticas u oblongo-elípticas, apiculadas, base atenuada, de 5 a 30 mm de largo por 3 a 7 mm de ancho; cóncavas en el haz, obtuso-carinadas en el envés, las de "verano" 8-15(20), erectas, lineares a lanceolado-lineares, de (50)60-100(130) mm de largo por (3)5-8 mm de ancho en la base, densamente cubiertas por glándulas sésiles y glándulas estipitadas menores de 0.5 mm, margen revoluto, escasamente ciliado en la base, verde claras, cuando jóvenes el ápice es incurvado o espiralado, el margen involuto, ciliado en la base. Hibernáculos ausentes. Pedúnculos 1-5 por planta, erectos, filiformes, glandular-puberulentos, glabrescentes hacia la base, de (60)70-140 mm de alto, unifloros. Flores de (35)45-55(65) mm de largo (incluyendo el espolón), cáliz bilabiado, glandular-puberulento por fuera, el labio superior profundamente tripartido, lóbulos triangular-lanceolados, labio inferior bilobado hasta 3/4 de su longitud, lóbulos oblongo-lanceolados, de 2-4.5 mm de largo por 1-2 mm de ancho; corola bilabiada, rosa o violáceo-purpúrea con la garganta blanca; labio superior bilobado, lóbulos circulares, oblatos a ampliamente cuneados con el ápice redondeado, de (8)10-13 mm de largo por (9)10-16 mm de ancho, cubriéndose entre sí, labio inferior un poco mayor, trilobado, los lóbulos circulares, de (9)10-15 mm de largo por (8)10-15 mm de ancho; con frecuencia

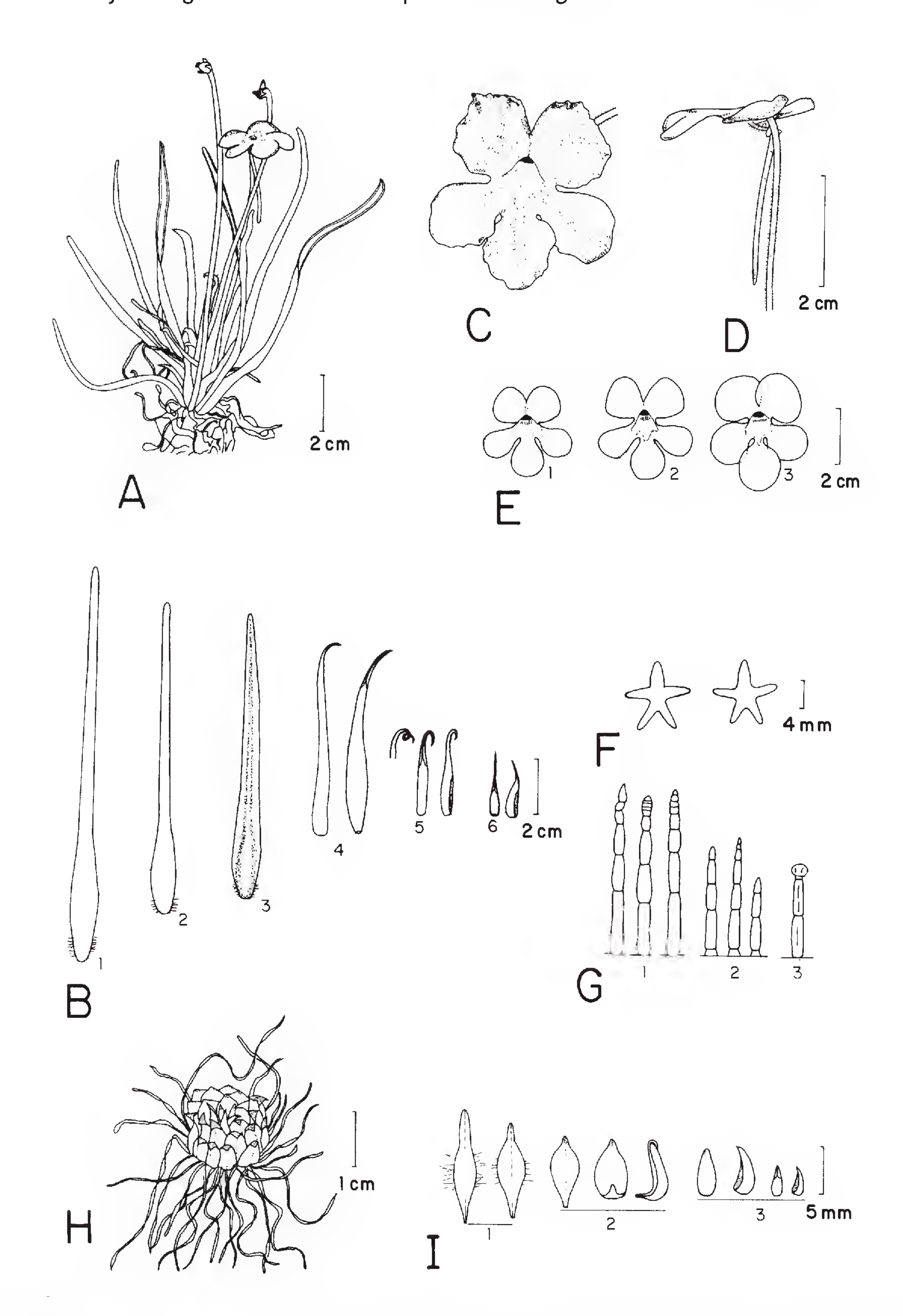



Fig. 1. *Pinguicula moctezumae* Zamudio y R. Z. Ortega. A. Hábito de la planta en floración con la roseta de "verano"; B. Hojas de "verano": (1 y 2) hojas adultas vistas por el haz con el margen revoluto y la base escasamente ciliada, (3) hoja adulta con la lámina extendida vista por el envés, (4 a 6) hojas jóvenes en vista ventral y lateral con el ápice agudo, curvo o espiralado y el margen involuto; C. Vista frontal de la flor; D. Vista lateral de la flor; E. Variación de los lóbulos del labio superior de la corola: (1) circulares, (2) ampliamente cuneados, (3) oblatos; F. Cáliz; G. Pelos glandulares de la corola: (1) del interior del tubo, (2) del interior del espolón, (3) del exterior de la corola; H. Roseta de "invierno"; I. Hojas de la roseta de "invierno": (1) hojas de transición entre las rosetas de "verano" e "invierno", (2) hojas de "invierno" maduras, extendidas, en vista ventral y en vista lateral; (3) hojas jóvenes en vista ventral y lateral.

cubriéndose entre sí. Tubo cortamente infundibuliforme, blanco-verdoso, de 5-8 mm de largo, paladar ausente, glandular-puberulento por fuera, piloso en su interior, con pelos cilíndrico-subulados irregularmente agrupados. Espolón cilíndrico-subulado, de (25)28-35(38) mm de largo, violáceo-purpúreo, verde en el ápice, con pelos subulados en su interior. Ovario subgloboso, glandular-estipitado. Estigma bilabiado, violáceo, el lóbulo inferior mayor que el superior, suborbicular, fimbriado. Cápsula subglobosa, de 4-6 mm de largo, por 4-4.5 mm de ancho, glandular-pubescente. Semillas numerosas, fusiformes, de ±1 mm de largo por 0.2-0.25 mm de ancho.

TIPO: México, Querétaro, municipio de Cadereyta, Cañón del Río Moctezuma, ± 6 km al S de Las Moras (Casa de Máquinas), alt. 1050 m, 3.III.1994. *E. Pérez-Calix 2904* (IEB).

Material adicional examinado: México, Hidalgo, Río Moctezuma, entre Ventana 4 y Casa de Máquinas, municipio de Zimapán, alt. 950 m, 12.I.1994. *R. Z. Ortega 600* (IEB); margen derecho del Río Moctezuma, 2 km al W del Cerro Los Lirios, municipio de Zimapán, Hidalgo, IV.1994, *R. Z. Ortega 602* (IEB).

Habita sobre concreciones de carbonato de calcio, en el lecho de arroyos o en paredes con escurrimientos de agua, en laderas de rocas calizas. Altitud 900 a 1100 m.

Se ha observado en floración durante todo el año y al parecer permanece con las hojas estivales mientras existe suficiente humedad en el medio; cuando el agua falta y los sitios en que habita se secan, forma una roseta de resistencia compacta que le permite sobrevivir a lo largo de la temporada seca. En cuanto se restablece la humedad reaparecen las hojas estivales.

*P. moctezumae* pertenece a la sección *Orcheosanthus* por su corola claramente bilabiada, el tubo cortamente infundibuliforme y el espolón muy largo; dentro de ésta se ubica en la subsección *Violiformis*, por las hojas de verano lanceolado-lineares. Muestra un extraordinario parecido en su hábito con *P. gypsicola* Brandegee, de la cual se distingue entre otras características, por sus flores de mayor tamaño, los lóbulos de la corola circulares, oblatos a anchamente-cuneados, tan anchos como largos o más anchos que largos, que con frecuencia se sobreponen entre sí y por el ápice curvado no "circinado" en las hojas de "verano" jóvenes. El habitat subacuático, sobre concreciones de carbonato de calcio en el fondo de un pequeño arroyo o en las paredes con escurrimiento de agua, también las separa con facilidad (ver Cuadro 1).

*P. gypsicola* fue descubierta por C. A. Purpus en el otoño de 1910, en las cercanías de las Minas de San Rafael, en el estado de San Luis Potosí y fue descrita por Brandegee en 1911. Desde entonces se le consideró una planta rara y única dentro de la sección *Orcheosanthus* por su forma de crecimiento que la distingue de las demás especies. La planta ha sido muy poco colectada y hasta la fecha no se conoce de otro lugar, por lo que se considera un endemismo muy restringido. El descubrimiento de *P. moctezumae* resulta importante para la taxonomía del género, ya que agrega un elemento más con esta peculiar forma de crecimiento a la subsección *Violiformis* y revela la existencia de un nuevo endemismo en la región central de México.

Cuadro 1. Diferencias entre *P. gypsicola* y *P. moctezumae*.

| Característica | *P. gypsicola* | *P. moctezumae* |
|---|---|---|
| Hojas de invierno | oblongo-cuneadas a espatuladas | elípticas a oblongo-elípticas, apiculadas |
| largo | (4)7-10(12) mm | 5-10 mm |
| ancho | 2-3.5 mm | 3-5 mm |
| margen | ciliado | no ciliado |
| ápice | glandular-piloso | glandular-puberulento |
| Hojas de verano | 10-30 | 8-15(20) |
| pubescencia | glandular-vilosa, con pelos de 0.5 a 1.5 mm | glandular-puberulenta, con pelos de menos de 0.5 mm |
| margen | ciliado en medio | glabrescente o escasamente ciliado en la base |
| estado juvenil | ápice espiralmente involuto "circinado" | ápice incurvado o espiralado |
| Pedúnculo | glandular-viloso | glandular-puberulento, glabrescente hacia la base |
| Flores | (30)34-42(50) mm de largo | (35)45-55(62) mm de largo |
| Corola | | |
| lóbulos | linear-oblongos, subredondeados a truncados, más largos que anchos, no se sobreponen entre sí | circulares, oblatos, anchamente cuneados, tan largos como anchos o más anchos que largos, se sobreponen entre sí |
| largo | 6-10 mm | (8)10-15 mm |
| ancho | 3-5 mm | (8)10-16 mm |
| tubo | 3-4 mm | 5-8 mm |
| espolón | (18)20-26(31) mm de largo | (25)28-35(38) mm de largo |
| Floración | de junio a noviembre | de enero a diciembre |
| Habitat | xerófilo | subacuático |
| Altitud | 1300 m | 900-1100 m |

Esta especie introduce a la subsección *Violiformis* una característica nueva como son los lóbulos de la corola circulares que se sobreponen entre sí, que hasta ahora sólo se conocían en *P. cyclosecta* Casper y *P. colimensis* McVaugh & Mickel de la serie *Cyclosectae*, subsección *Orchidiopsis* y que a decir de Casper (1966), ..."En la literatura sobre el grupo de *Orcheosanthus* no existía una *Pinguicula* "corollae lobis orbiculatis inter se tegentibus"; hasta la descripción de *P. colimensis*".

Si se sigue el criterio de Casper (op. cit.), para la definición de los grupos infragenéricos, se podría separar en dos series diferentes a *P. gypsicola* y *P. moctezumae*, tomando en cuenta la forma de los lóbulos de la corola, pero pensamos que esta decisión no se justifica mientras no se realice una revisión crítica de la sección *Orcheosanthus*, sobre todo porque en *P. moctezumae* los lóbulos del labio superior de la corola varían de circulares a oblatos o anchamente cuneados.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores deseamos agradecer a los Biólogos Ma. Elena Rangel, Olivia Juárez, Miguel Juárez y Rafael Ortega su entusiasta ayuda en las expediciones de colecta, al Biólogo Emmanuel Pérez Calix por la obtención del material tipo, a Rosa Ma. Murillo la revisión del manuscrito y al Dr. Jerzy Rzedowski la corrección de la diagnosis latina y del texto.

## LITERATURA CITADA

Brandegee, T. S. 1911. Plantae Mexicanae Purpusianae. III. University of California Publications in Botany 4(11): 190.

Casper, J. S. 1966. Monographie der Gattung *Pinguicula* L. Bibliotheca Botanica 31(127/128): 1-209.

McVaugh, R. & J. T. Mickel, 1963. Notes on *Pinguicula*, sect. *Orcheosanthus*. Brittonia 15(2): 134-140.

*Acta Botánica Mexicana (1994), 28:63-69*

# OBSERVACIONES DEL GAMETOFITO DE *THELYPTERIS RHACHIFLEXUOSA* RIBA (THELYPTERIDACEAE)

Blanca Perez-Garcia
Ramon Riba
y
Aniceto Mendoza

Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa
Departamento de Biología
Apdo. Postal 55-535
09340 México, D. F.

## RESUMEN

La germinación de las esporas y el desarrollo del gametofito laminar de *Thelypteris rhachiflexuosa* Riba siguen el patrón general mencionado en la bibliografía para otras especies del género; la germinación es del tipo *Vittaria* y el desarrollo laminar es del tipo *Drynaria*. Desde temprana edad se observan pelos unicelulares, cortos, capitados, glandulosos, tanto marginales como superficiales. La apertura de los anteridios se lleva a cabo por el desprendimiento de la célula opercular completa. Los arquegonios constan de cuatro hileras de células en el cuello y se observó uno con cinco hileras. Después de cien días del inicio de la germinación no se obtuvieron esporofitos.

## ABSTRACT

Spore germination and the development of the mature prothallia of *Thelypteris rhachiflexuosa* Riba follow the general pattern described elsewhere for other species of the genus; the germination is of *Vittaria*-type and the development of prothallia is of *Drynaria*-type. There is an early differentiation of short unicellular glandular hairs on margins and surfaces of the lamina. The opening of the antheridia is accomplished by separation of the whole cap cell. Archegonia have a neck with four rows of cells and in one archegonium five rows instead of four were seen. No sporophytes were observed after 100 days in culture.

## INTRODUCCION

La mayoría de los gametofitos de los helechos leptosporangiados son generalmente epigeos y de forma laminar-cordiforme o espatulada. En la familia Thelypteridaceae, la germinación de la espora y los gametofitos adultos son del tipo común de los helechos leptosporangiados y en distintas fases de su desarrollo forman pelos unicelulares o pluricelulares, simples o ramificados, aciculares o capitados, con secreción apical.

El género *Thelypteris* cuenta con cerca de 900 especies de distribución principal-mente tropical y subtropical y sus representantes americanos han sido estudiados taxonómicamente por Smith (1971), pero se conoce poco sobre el desarrollo de su fase gametofítica.

Algunos trabajos previos, en su mayoría orientados al estudio de especies asiáticas, son los de Schmelzeisen (1933), Momose (1938), Kachroo (1963), Nayar y Chandra (1963), Atkinson y Stokey (1964), Huckaby y Raghavan (1981), Reyes Jaramillo y Pérez-García (1991) y Tigerschiöld (1989a, 1989b, 1990).

*Thelypteris rhachiflexuosa* Riba, pertenece al subgénero *Goniopteris* y se conoce solamente de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tiene 3-6 pares de pinnas con margen entero a someramente lobado, mientras que *T. oroniensis* L. D. Gómez es endémico de Costa Rica y presenta un raquis flexuoso similar, 6-8 pares de pinnas y margen inciso 1/2-1/3 hacia la costa. La revisión de la literatura indica que aparentemente sólo ha sido estudiado el gametofito de una especie de este subgénero, *Thelypteris biolleyi* (H. Christ) Proctor (Atkinson y Stokey, 1964).

## MATERIAL Y METODO

Los ejemplares de *T. rhachiflexuosa* fueron recolectados en la Estación de Biología Tropical los Tuxtlas, Veracruz, México, (*G. Ibarra Manrique s.n.* abril 8, 1992; *R. Riba 1683*, UAMIZ) entre 250 - 350 m de elevación, en vegetación secundaria de selva alta perennifolia (Riba, 1989). Las esporas de esta especie se obtuvieron guardando segmentos fértiles con esporangios maduros y cerrados en sobres de papel, dejándolos secar a temperatura ambiente para propiciar la apertura de los esporangios por desecación en forma natural; el material así obtenido se tamizó con una malla Mont-Inox No. 200, abertura O.O74 mm, para eliminar fragmentos de esporangios y otras impurezas.

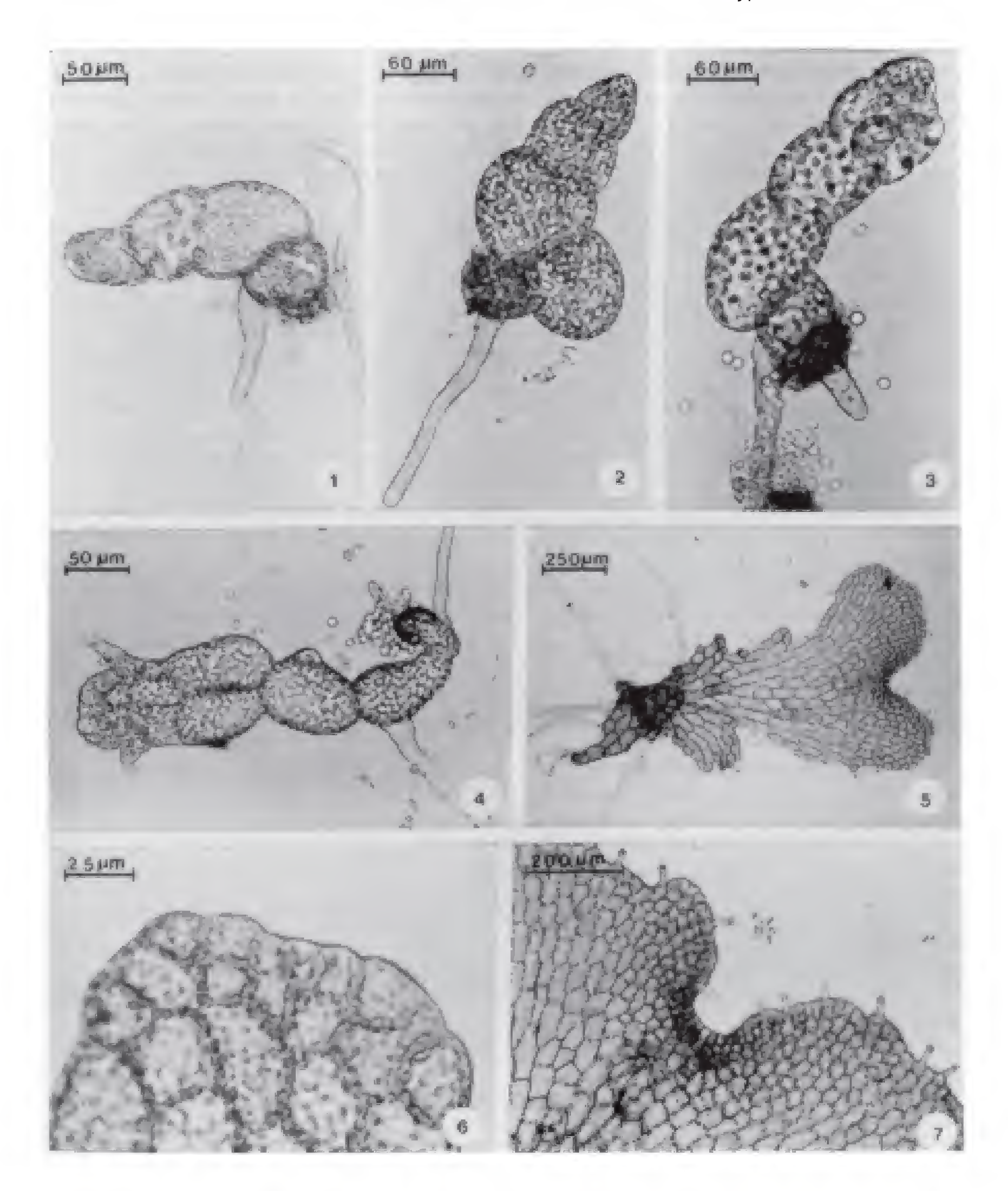
Se sembraron las esporas con una densidad media de 282 por $cm^2$ en medio de Thompson con agar (Pérez-García y Riba, 1992) en cinco cajas de Petri, una de las cuales se cubrió con papel estaño para probar fotoblastismo. Los cultivos se sometieron a un régimen lumínico de 12 x 12 horas, con luz fría (Sylvania 75 W), a una temperatura de 20-28°C. Las cinco cajas se mantuvieron dentro de bolsas de polietileno transparente durante todo el proceso, abriéndose cuatro de ellas cada 8-10 días para definir el inicio de la germinación; en cada revisión se humedeció el medio con unas cuantas gotas de agua destilada previamente esterilizada, con objeto de evitar la desecación y de propiciar el desplazamiento de los anterozoides cuando los gametofitos alcanzaran la madurez sexual; la caja mantenida en la oscuridad, se abrió hasta los 100 días después de la siembra.

Las observaciones se hicieron en material vivo en las diversas fases de desarrollo y se usó Sudán III para detectar la presencia de grasas en los pelos de los gametofitos.

## RESULTADOS

Las esporas de *T. rhachiflexuosa* son monoletes, elipsoidales con una perispora en forma de pliegues u olanes y miden 29 x 42 µm.

La germinación se inicia a los 8 días, con la formación de una célula protálica y una rizoidal; la protálica se divide transversalmente formando un filamento de 2 a 4 células isodiamétricas (Figs. 1-2), aunque se observaron filamentos hasta de cuatro células alargadas, con los cloroplastos dispersos en el citoplasma, excepto en la célula terminal en la que se acumulan en el extremo distal.




Figs. 1-7.- Morfogénesis del gametofito de *Thelypteris rhachiflexuosa*. 1-2. Fase unidimensional; 3-4. Inicio de la fase bidimensional; 5. Gametofito cordiforme joven y vegetativo; 6. Inicio de la diferenciación de la zona meristemática; 7. Zona meristemática apical establecida.

La fase bidimensional, en la mayoría de los protalos se inicia entre los 10 y los 14 días por divisiones en distintos ángulos de las células del filamento, excepto la primera. A los 20 días, el gametofito es alargado, de dos a tres células de ancho, con la protálica inicial adherida a la cubierta de la espora (Fig. 4) y con numerosos rizoides unicelulares, hialinos, que se diferencian de las caras laterales de las células progenitoras. En los gametofitos con células alargadas, las divisiones que formarán la lámina se concentran en la terminal como una serie de dos células de ancho (Fig. 3).

Entre los 25 y los 50 días después de la siembra de las esporas, se observan fases laminares en diversos estados de desarrollo, en algunos, las células distales son más pequeñas que las del resto del protalo y se empieza a perfilar la zona meristemática, caracterizada por una célula obcónica en la parte central de la región apical (Fig. 6) la que, por divisiones tangenciales laterales y de las resultantes, forma las alas del gametofito, cortas e isodiamétricas, que crecen lateralmente (Fig. 5); el cojinete a la madurez es pluriestratificado y con numerosos rizoides unicelulares muy largos.

Entre los 27-30 días, ya se diferencian los primeros derivados marginales y superficiales, como pelos unicelulares cortos y en su mayoría con una secreción grasa acumulada en la punta (Figs. 5, 7, 8). Al llegar a tal estado, los gametofitos todavía son vegetativos.

En esta fase, la meristemática desaparece como tal y son las células del fondo de la muesca, derivadas de aquella las que contribuyen a las últimas etapas del crecimiento de las alas y del cojinete (Fig. 7).

A los 55-60 días, en la cara inferior de gametofitos cordiformes, por detrás de la muesca y en el cojinete, se observan arquegonios con el cuello sobresaliendo de la superficie, orientados algunos hacia la parte posterior del protalo y otros en distintas direcciones (Fig. 9). Los cuellos son típicos y tienen cuatro hileras de 3 a 4 células cada una. Se observó un arquegonio con cinco hileras de células. Los anteridios se diferencian después de los arquegonios (proteroginia), entre los 100-130 días y son marginales (Figs. 10, 11) y superficiales (Fig. 8).

Se observaron gametofitos acintados de 130 días de edad, sin arquegonios y con abundantes anteridios marginales y superficiales, lo que sugiere cierta actividad anteridiogénica por parte de los gametofitos cordiformes arquegoniados.

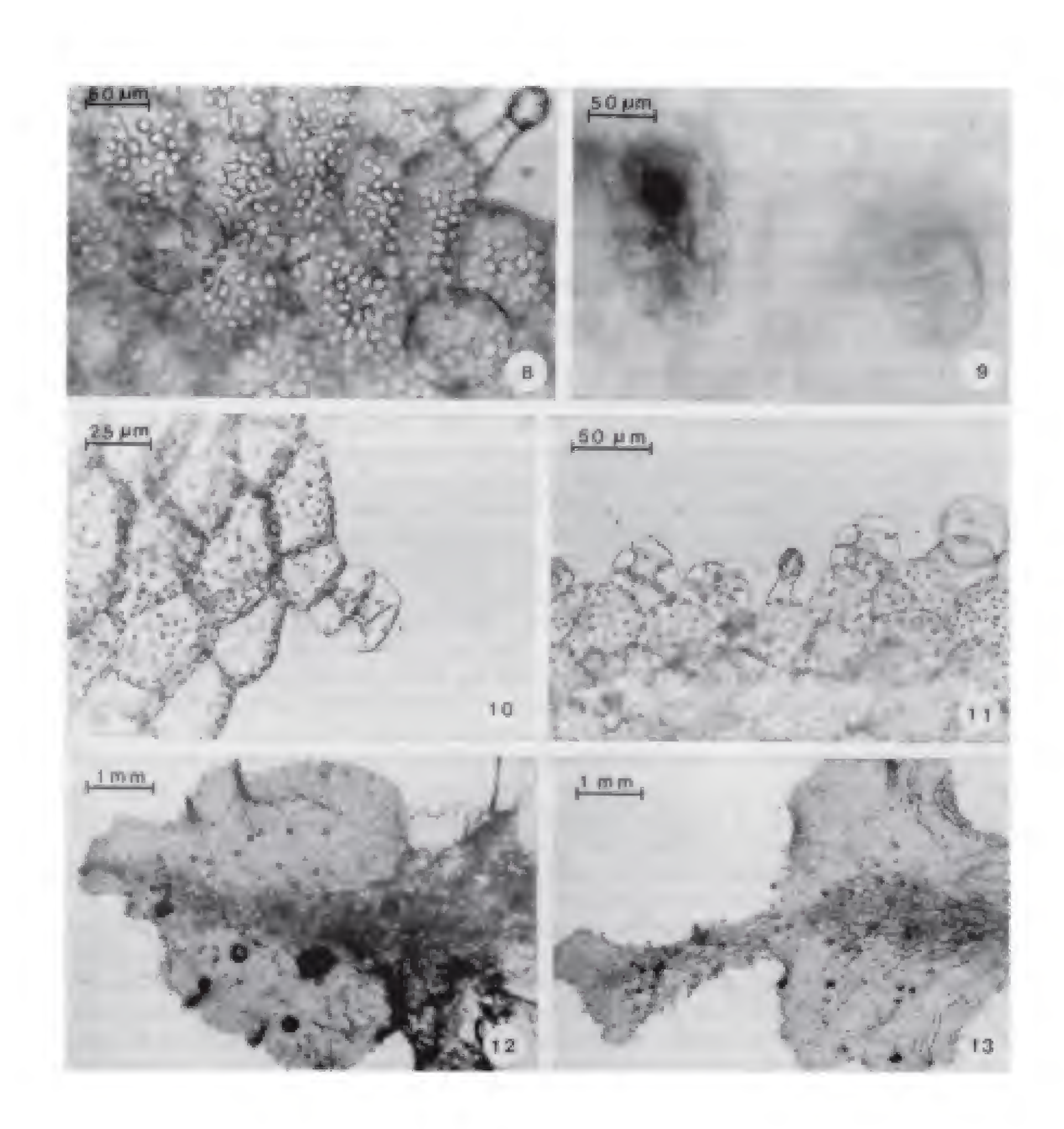
Los anteridios están formados por una célula basal, una anular media y una opercular grande, de 20-25 μm de diámetro, que se desprende a la madurez (Figs. 10, 11).

Algunos gametofitos adultos pierden su forma típica por el desarrollo desigual y el plegamiento consecuente de las alas (Fig. 12), mientras que en otros hay crecimientos al principio vegetativos, pero después se diferencian anteridios y arquegonios (Fig. 13).

Cinco meses después de la siembra, no se han encontrado evidencias de fecundación.

## DISCUSION

En los helechos de la familia Thelypteridaceae, principalmente en el género *Thelypteris*, se encuentra una notable uniformidad en la fase gametofítica, tanto en la germinación de la espora que es del tipo *Vittaria* (Nayar y Kaur, 1971) como en el desarrollo de la lámina protálica. En la germinación del tipo *Vittaria* la primera división de la espora




Figs. 8-13.- Morfogénesis del gametofito de *Thelypteris rhachiflexuosa*. 8. Anteridios superficiales y pelo glanduloso; 9. Arquegonios; 10-11. Anteridios marginales, se observan célula basal, célula anular y opérculo; 12-13. Gametofitos adultos maduros. En la Fig. 13 se destaca un crecimiento secundario apical.

da lugar a dos células desiguales, una pequeña que de inmediato se alarga y diferencia en la primera rizoidal y otra más grande cuyas derivadas dan como resultado una lámina protálica, por lo regular cordiforme. Este desarrollo protálico es del tipo *Drynaria* (Nayar y Kaur, 1969). Nuestras observaciones concuerdan con las de Huckaby y Raghavan (1981) en lo que se refiere al patrón de germinación de las esporas de helechos, principalmente asiáticos, de la familia Thelypteridaceae.

Como rasgo distintivo de los gametofitos de *Thelypteris* se debe mencionar la diferenciación, desde fases tempranas de la formación de la lámina, de pelos unicelulares cortos y capitados con secreción grasa en la punta, primero en algunas células marginales y después en las superficiales.

En *Thelypteris rhachiflexuosa* los derivados marginales y superficiales solamente consisten de pelos cortos, capitados, glandulosos, unicelulares, similares a los descritos para *Thelypteris patens* y *Thelypteris puberula* (Reyes Jaramillo y Pérez-García, 1991). No se observaron otros tipos mencionados en la literatura revisada, por ejemplo, pelos glandulosos largos, glandulosos y septados, aciculares (Kachroo, 1963; Tigerschiöld, 1989b, 1990) o ramificados estrellados (Nayar y Kaur, 1971); estos últimos característicos del esporofito de una buena parte de las especies del subgénero *Goniopteris*.

En las primeras fases del desarrollo, la lámina se forma por divisiones en tres planos, dos laterales y uno horizontal, de la cara inferior de una célula meristemática inicial, que después es sustituida por un conjunto de células meristemáticas que contribuyen al desarrollo del cojinete y al crecimiento en amplitud de las alas del gametofito. La sustitución de la célula inicial por un meristemo pluricelular es común en otros subgéneros de *Thelypteris* (Kachroo, 1963; Nayar y Chandra, 1963; Atkinson, 1971; Reyes Jaramillo y Pérez-García, 1991).

Tigerschiöld (1989a) postula cuatro tipos de dehiscencia anteridial en especies asiáticas de Thelypteridaceae y en todos se involucra a la célula opercular (desprendimiento total, desprendimiento parcial, ruptura irregular de la pared y formación de un poro) y menciona que en 7 de las 18 especies estudiadas, los anteridios se abrían por tres o cuatro de ellos. En *Thelypteris rhachiflexuosa* hay uniformidad en este sentido y en todos los gametofitos observados la apertura anteridial se produjo por la separación de la célula opercular completa y corresponde al primer tipo de los citados.

Los arquegonios son típicos de los leptosporangiados, con cuatro hileras de cuatro células de alto. Se observó un arquegonio con cinco células apicales.

La uniformidad en el desarrollo del gametofito de especies de *Thelypteris* ha sido mencionada por varios autores (Nayar y Chandra, 1963; Huckaby y Raghavan, 1981; Tigerschiöld, 1989b, 1990; Reyes Jaramillo y Pérez-García, 1991). Sin embargo, el estudio comparativo de la morfogénesis del gametofito en especies americanas, permitirá, con base en tipo y posición de pelos, margen, estructura de los anteridios y tipo de células marginales, la definición de combinaciones de caracteres que delimiten especies o grupos de especies de *Thelypteris* (Tigerschiöld, 1989b).

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los revisores anónimos y al Dr. Luis Diego Gómez Pignataro la revisión y las valiosas sugerencias al manuscrito y a los encargados de los herbarios

MEXU y MO, las facilidades brindadas para la consulta de las colecciones. Se reconoce cumplidamente el apoyo brindado por Guillermo Ibarra M., durante el trabajo de campo en Los Tuxtlas.

## LITERATURA CITADA

Atkinson, L. R. 1971. The gametophyte of *Thelypteris erubescens*. Amer. Fern J. 61: 183-186.

Atkinson, L. R. y A. G. Stokey. 1964. Comparative morphology of the gametophyte of homosporous ferns. Phytomorphology 14: 51-70.

Huckaby, C. S. y V. Raghavan. 1981. The spore-germination on patterns of Thelypteroid ferns. Amer. J. Bot. 68: 517-523.

Kachroo, P. 1963. Observations on certain aspects of the development of the gametophyte of *Cyclosorus molliuscula* (Wall.) Ching. J. Indian Bot. Soc. 42: 190-194.

Momose, S. 1938. Studies on the gametophyte of ferns. VIII. J. Jap. Bot. 14: 606-616.

Nayar, B. K. y P. Chandra. 1963. Contributions to the morphology of the gametophyte of some species of *Cyclosorus*. J. Indian Bot. Soc. 42: 392-400.

Nayar, B. K. y S. Kaur. 1969. Types of prothallial development in homosporous ferns. Phytomorphology 19: 179-188.

Nayar, B. K. y S. Kaur. 1971. Gametophytes of homosporous ferns. Bot. Rev. (Lancaster) 37: 350-351.

Pérez-García, B. y R. Riba. 1992. Observaciones sobre los gametofitos de *Woodwardia martinezii* Maxon ex Weatherby y *W. spinulosa* Mart. & Gal. (Blechnaceae). Acta Bot. Mex. 21: 7-14.

Reyes Jaramillo, I. y B. Pérez-García. 1991. Desarrollo de los gametofitos de *Thelypteris patens* (Swartz) Small y de *Thelypteris puberula* (Baker) Morton var. *puberula*. Acta Bot. Mex. 16: 7-13.

Riba, R. 1989. A new species of *Thelypteris* subg. *Goniopteris* from the state of Veracruz, Mexico. Amer. Fern J. 79: 122-124.

Schmelzeisen, W. 1933. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prothallien einiger Marattiaceen, Cyatheaceen und Polypodiaceen. Flora 127: 46-80.

Smith, A. R. 1971. Systematics of the Neotropical species of *Thelypteris* section *Cyclosorus*. Univ. Calif. Publ. Bot. 59: i-vi, 136, 5 pl.

Tigerschiöld, E. 1989a. Dehiscence of antheridia in thelypteridoid ferns. Nord. J. Bot. 9: 407-412.

Tigerschiöld, E. 1989b. Scanning electron microscopy of gametophyte characters and antheridial opening in some Ceylonese species of Thelypteridaceae. Nord. J. Bot. 8: 639-648.

Tigerschiöld, E. 1990. Gametophytes of some Ceylonese species of Thelypteridaceae. Nord. J. Bot. 9: 657-664.

*Acta Botánica Mexicana (1994), 28:71-78*

# MORFOLOGIA Y ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS DEL GAMETOFITO DE *POLYPODIUM LEPIDOTRICHUM* (FEE) MAXON (POLYPODIACEAE)

IRMA REYES JARAMILLO
Y
BLANCA PEREZ-GARCIA

Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa
Departamento de Biología
Apdo. Postal 55-535
09340 México, D.F.

## RESUMEN

El gametofito joven de *Polypodium lepidotrichum* (Fée) Maxon es un filamento corto constituido por cuatro a cinco células; en una fase intermedia los gametofitos son espatulados. Los protalos maduros, formados alrededor de ocho semanas después de la germinación de las esporas, son cordiformes, reniformes u ovales con la base angosta. Se observaron gametofitos bisexuados y unisexuados. Los esporofitos jóvenes fueron evidentes después de doce semanas a partir de la siembra de las esporas.

Se concluye que las estrategias reproductivas de *P. lepidotrichum* involucran fecundación intragametofítica e intergametofítica.

## ABSTRACT

The young prothallus of *Polypodium lepidotrichum* (Fée) Maxon is a short filament with four to five cells. Later on, the thallus is spathulate. The mature thallus, about eight weeks after germination, is cordate, reniform or ovate with a narrow base. Bisexual and unisexual gametophytes were produced. Young sporophytes were observed twelve weeks after the spore were sown.

It is concluded that the reproductive strategies of P. *lepidotrichum* include intragametophytic and intergametophytic fertilization.

## INTRODUCCION

El presente estudio es una contribución al conocimiento de la fase gametofítica de las Polypodiaceae de distribución geográfica neotropical.

Entre los trabajos escritos sobre morfogénesis del talo gametofítico de Polypodiaceae destacan los de Hartman (1931), Davie (1951), Stokey (1959), Nayar (1962), Atkinson y Stokey (1970).

*P. lepidotrichum* (Fée) Maxon es un helecho epífito que crece en altitudes entre 1300 y 1600 m s.n.m., no es abundante; en México sólo ha sido recolectado en pequeñas áreas en los estados de Hidalgo, Veracruz y Oaxaca (Smith, 1981; Mickel y Beitel, 1988).

Esta especie la ubica taxonómicamente de la Sota (1966) en el grupo *Polypodium squamatum*, y Tryon y Tryon (1982) en el de *Polypodium lepidopteris*.

## MATERIAL Y METODO

Se recolectaron plantas fértiles de *Polypodium lepidotrichum* (Fée) Maxon en Tianguistengo, Hidalgo. Los ejemplares de respaldo se encuentran en UAMIZ (*Pérez-García 755*).

Las esporas se obtuvieron de hojas fértiles de diferentes individuos, las cuales se metieron en sobres de papel, se secaron al aire libre y se separaron por medio de una malla de 0.074 mm de diámetro.

Las esporas se sembraron sin tratamiento previo de esterilización, en 50 cajas de Petri de 5 cm de diámetro conteniendo medio de cultivo de Thompson (Klekowski, 1969) en condiciones asépticas. Con un pincel de pocas cerdas, se esparcieron sobre la superficie del medio. La densidad de siembra fue un promedio de 450 esporas por centímetro cuadrado y el porcentaje de germinación fue de 95%.

Los cultivos se incubaron en condiciones de laboratorio con luz artificial (Solar 75 watts, luz de día), con un fotoperiodo de 12 hrs luz-oscuridad y temperatura de 20-28°C; cuatro de las cajas se mantuvieron en la oscuridad durante el desarrollo del estudio. Los dibujos y fotomicrografías se obtuvieron de gametofitos vivos.

## OBSERVACIONES

Las esporas de *Polypodium lepidotrichum* son monoletes (Fig. E) con papilas esparcidas en la cara proximal (Tryon y Lugardon, 1991), miden en promedio 52 x 36 µm.

La germinación se inició dos semanas después de la siembra. Al igual que en otras especies de Polypodiaceae se observaron glóbulos de aceite de color amarillo en las esporas puestas a germinar. Al formarse los primeros rizoides y dividirse las primeras células protálicas, estas gotas amarillas persisten en la primer célula del filamento germinativo y desaparecen al formarse la lámina (Figs. 1-6).

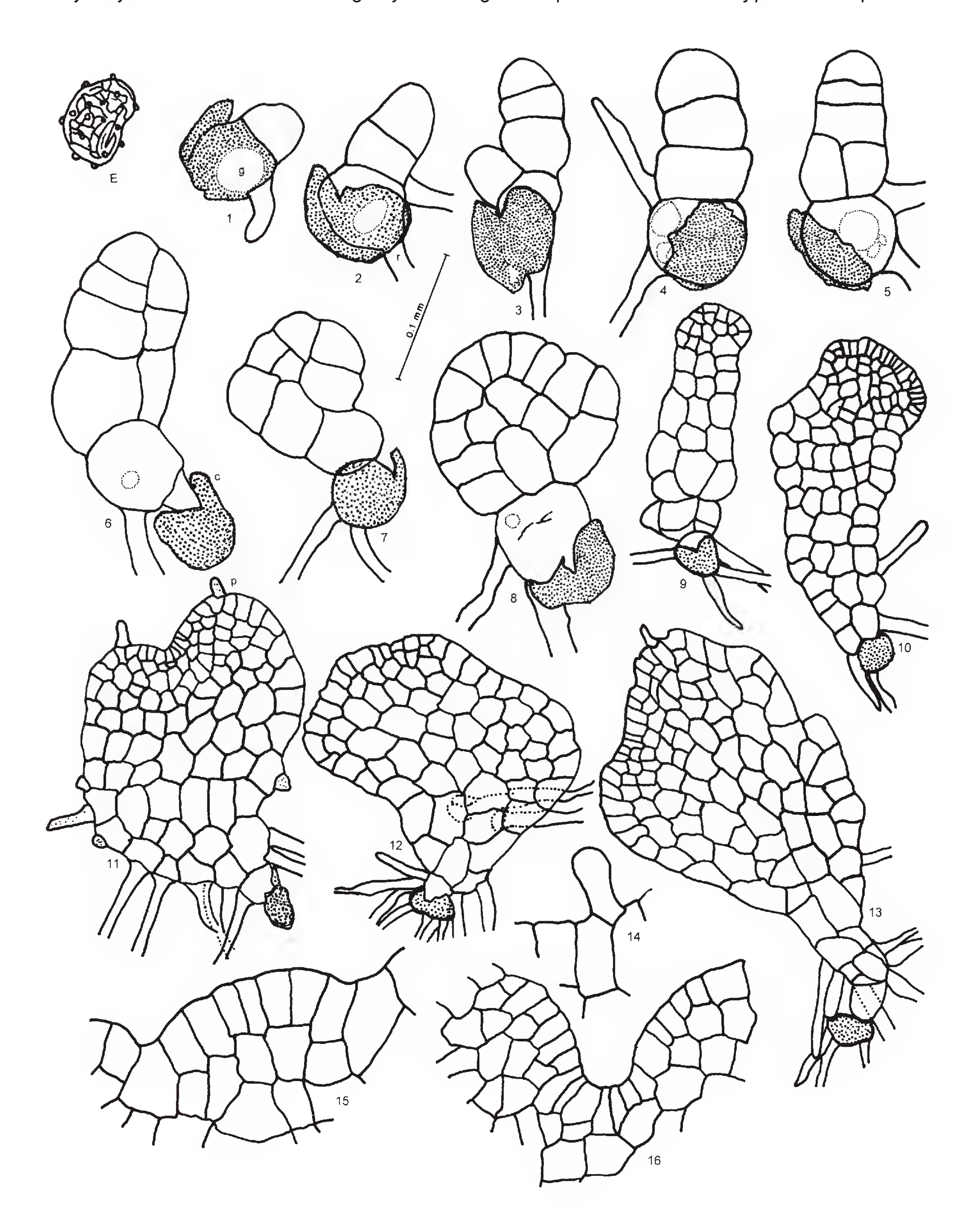
La cubierta de la espora permanece unida a la célula inicial del filamento germinativo incluso en fases adultas del gametofito.

El filamento germinativo es corto, se compone de una hilera de 4 a 5 células, las cuales excepto la inicial, se dividen longitudinalmente, dando lugar a la formación de la lámina del protalo de forma espatulada (Figs. 7-9). Los rizoides son de color pardo claro.

En la tercera semana los protalos presentan una célula obcónica apical (Fig. 7), a partir de la cual y en un tiempo aproximado de 15 días, se forma un meristemo pluricelular (Figs. 10-16).

Los protalos de esta especie son desnudos en las primeras fases de crecimiento, pero después de adquirir la forma espatulada, desarrollan pelos de tipo unicelular simple (Figs. 11, 13, 14, 30), localizados principalmente en el margen de las alas y, en menor número, en la superficie.

A partir del segundo mes de la germinación de las esporas, los gametofitos adultos son cordiformes (Fig. 17), reniformes (Fig. 18) u ovales con base angosta (Figs. 19, 31). Los primeros presentan amplias alas isodiamétricas y un cojinete central bien definido, del cual a partir del segundo o tercer mes emergen numerosos arquegonios (Fig. 25), cuyos cuellos exhiben cuatro hileras de células cada uno, orientados en sentido opuesto a la región




Figs. 1-16 y E. Desarrollo del protalo. E. Espora. Fig. 1. Germinación de la espora. Figs. 2-5. Filamentos germinativos. Figs. 6-10. Desarrollo de la lámina protálica. Figs. 11-13. Protalos espatulados jóvenes, 30 a 45 días. Fig. 14. Pelo marginal. Figs. 15-16. Meristemo pluricelular. g. Glóbulo de aceite; c. Cubierta de la espora; r. Rizoide; p. Pelo simple.

apical del gametofito. Cabe mencionar que los arquegonios más jóvenes se observan próximos a la región apical y los más viejos en la región basal, cercana a los rizoides.

Los protalos ovales son comparativamente más pequeños que los descritos anteriormente (Figs. 19, 27, 31), con alas estrechas, no presentan tan marcada la muesca, ni el cojinete. Este tipo de protalo forma principalmente anteridios (Figs. 27, 31) y en pocas ocasiones se observaron escasos arquegonios (Fig. 19). Los anteridios son marginales y superficiales (Figs. 20, 28, 29, 31, 32), se diferencian en la región media y en ambas alas del protalo (Figs. 19, 27, 28, 30, 32).

A nivel de poblaciones de gametofitos, existen diferencias morfológicas significativas. En cajas de cultivo sembradas en la misma fecha y mantenidas bajo iguales condiciones, en algunas se desarrollaron gametofitos de forma espatulada y ovalada, con numerosos anteridios (Figs. 27, 32), mientras que en otras, la población estaba constituida por gametofitos cordiformes y reniformes maduros, algunos vegetativos y otros con numerosos arquegonios (Fig. 25).

En otros cultivos, crecieron protalos cordiformes vegetativos, otros con arquegonios, así como un número reducido (10%) de gametofitos espatulados bisexuados, de tamaño pequeño.

Los anteridios de *Polypodium lepidotrichum* son de forma globosa, constituidos por tres células: basal, anular y opercular (Figs. 20, 21, 26-28, 30, 32) mostrando el desarrollo y estructura descritos para Polypodiaceae.

Hubo evidencias de formación de esporofitos a partir de los tres meses después de la siembra (Figs. 22, 23) en gametofitos cordiformes bisexuados, en los cordiformes arquegoniados y en los ovales anteridiados con escasos arquegonios.

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

Las esporas de *Polypodium lepidotrichum* en las condiciones de laboratorio descritas, germinan en menos tiempo que en las Polypodiaceae del Viejo Mundo mencionadas por Nayar (1962).

El filamento germinativo de *Polypodium lepidotrichum*, es más corto que el de *Pleopeltis excavata* T. Moore (6 células), *Crypsinus griffithianus* (Hook.) Copel. (9 células) y *Arthromeris wallichiana* (Spreng.) Ching (6-7 células). Los glóbulos de aceite amarillos y la persistencia de la cubierta de la espora unida a la base del filamento germinativo, son caracteres que comparten con otras Polypodiaceae.

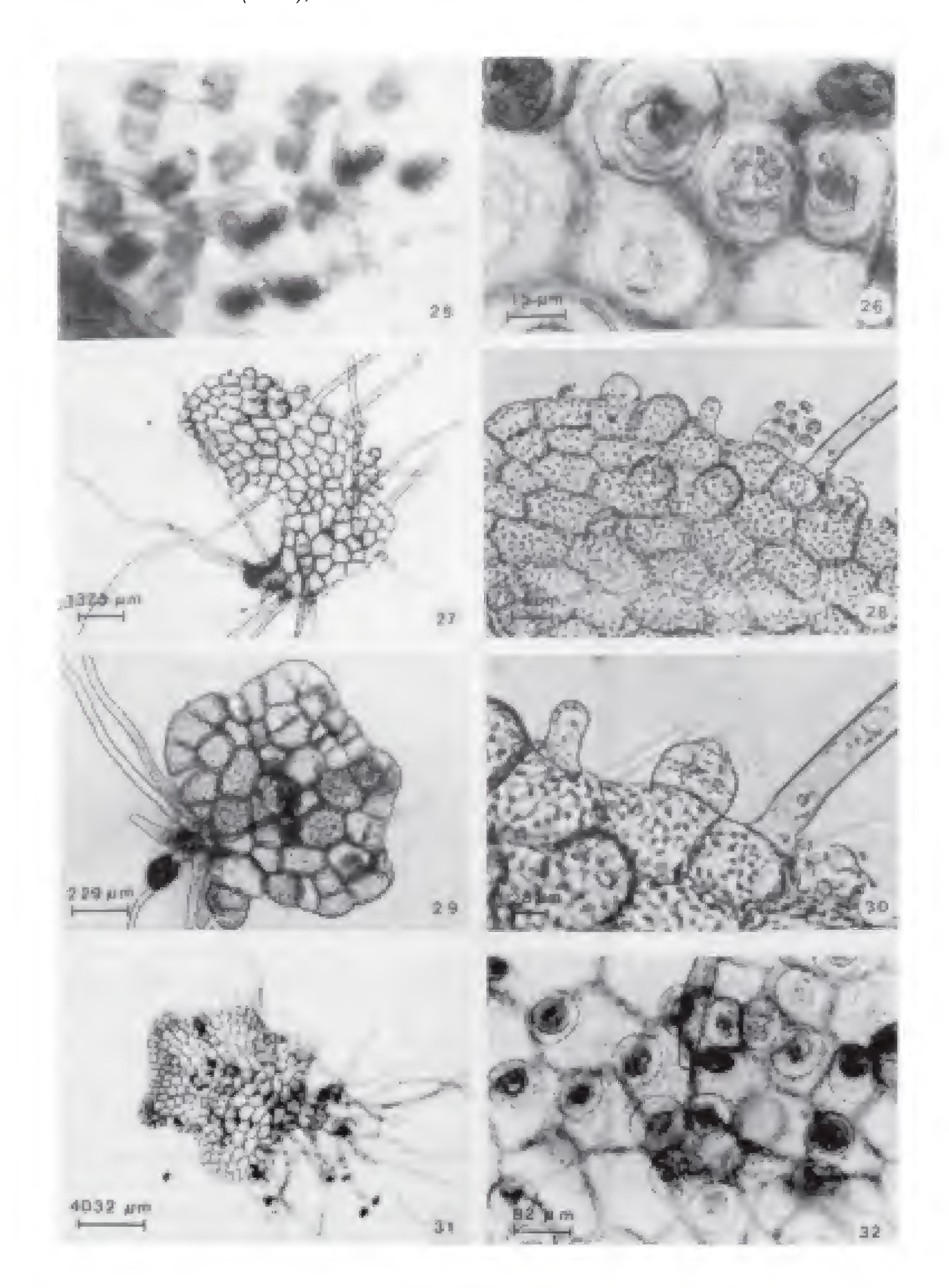
Con relación al tiempo en que los gametofitos se vuelven cordiformes, y adquieren la madurez, *Polypodium lepidotrichum* lo hace más tempranamente (2.5 a 4 meses) en comparación con *Campyloneurum angustifolium* (Sw.) Fée y *Pleopeltis excavata* que se dilatan 3 a 5 meses.

Los anteridios, al igual que en *Arthromeris wallichiana* y *Polypodium ammoenum*, se diferencian entre los 2 y 3 meses. Su forma y estructura coincide con la descripción dada para otras Polypodiaceae (Davie, 1951; Nayar, 1962; Hartman, 1931). Con respecto a los protalos maduros, se encontraron variaciones en cuanto a forma y comportamiento sexual, que no se citan en otros trabajos.

En cultivos en que la población gametofítica se componía principalmente de protalos cordiformes arquegoniados, se desarrolló también un pequeño número de gametofitos




Figs. 17-24. Protalos maduros. Fig. 17. Cordiforme. Fig. 18. Reniforme. Fig. 19. Oval. Figs. 20-21. Anteridios. Figs. 22-23. Esporofitos incipientes, 135 días. Fig. 24. Gametofitos de 40 días diferenciándose por acción de anteridiógenos. an. Anteridios; ar. Arquegonios; cl. Cloroplastos.




Figs. 25-32. Gametangios. Fig. 25. Cuellos de arquegonios, 110 días. Fig. 26. Vista superficial de anteridios. Fig. 27. Protalo anteridiado, 80 días. Figs. 28 y 30. Anteridios marginales. Fig. 29. Gametofito amerístico. Fig. 31. Protalo oval anteridiado, 105 días. Fig. 32. Anteridios del protalo oval (Fig. 31).

masculinos precoces (Figs. 24, 29), de apariencia similar a los citados por Näf (1979), obtenidos mediante la inducción de anteridios por la aplicación controlada de anteridiógenos.

La actividad de anteridiógenos en diferentes especies de helechos ha sido dada a conocer por Voeller (1964), así como por Nester y Schedlbauer (1982) entre otros, y se ha registrado en alrededor de 20 especies, entre las que no se incluyen especies del género *Polypodium* (Raghavan, 1989; Näf, 1979).

La formación de protalos cordiformes arquegoniados y bisexuados, así como de gametofitos espatulados u ovalados masculinos, de menor tamaño que los primeros, sugieren diferentes estrategias reproductivas, de acuerdo con Klekowski (1969). Una de ellas es la reproducción sexual intragametofítica, es decir, la unión de anterozoide y oosfera del mismo gametofito. Este tipo de reproducción se considera como el más común entre los helechos homospóricos, de acuerdo con interpretaciones de varios autores (Raghavan, 1989).

La segunda estrategia reproductiva es la intergametofítica, la cual se deduce de la observación de protalos arquegoniados con esporofitos, resultando de la fusión de gametos formados en diferentes gametofitos.

Se sabe que la formación de gametangios en los protalos de helechos depende de varios factores, por ejemplo: concentración de nutrimentos, densidad de siembra de cultivo, cantidad y calidad de luz, pero se desconocen los mecanismos que determinan su diferenciación sexual (Raghavan, 1989). Después de estudiar el desarrollo de la fase gametofítica de *P. lepidotrichum* surgen algunos cuestionamientos: ¿Por qué en cajas de cultivo sembradas bajo las mismas condiciones de laboratorio y en el mismo día, en unas crecen poblaciones de gametofitos masculinos y en otras arquegoniados o bisexuales? ¿Cuál es el comportamiento sexual de la fase gametofítica de *Polypodium lepidotrichum* en condiciones de campo?

Finalmente, podemos concluir que esta especie presenta reproducción intragametofítica e intergametofítica, que le confiere mayor variación genética y que, a partir de que sus esporas son puestas en un medio adecuado para su germinación, completa su fase gametofítica e inicia la esporofítica en un período de 3 a 4 meses.

## AGRADECIMENTOS

Las autoras agradecen a los Drs. Luis Diego Gómez y Ramón Riba sus comentarios y valiosas sugerencias al manuscrito.

## LITERATURA CITADA

Atkinson, L. R. y A. G. Stokey. 1970. Gametophyte of *Polypodium chnoodes*. Phytomorphology 20: 363-367.

Davie, J. H. 1951. Development of antheridium in the Polypodiaceae. Amer. J. Bot. 38: 621-628.

De la Sota, E. R. 1966. Revisión de las especies americanas del grupo *Polypodium squamatum* L. Polypodiaceae (s. str.). Revista Mus. La Plata, Secc. Bot. 10: 69-186.

Hartman, M. E. 1931. Antheridial dehiscence in the Polypodiaceae. Bot. Gaz. 91: 252-276.

Klekowski, E. J., Jr. 1969. Reproductive biology of the Pteridophyta III. A study of the Blechnaceae. J. Linn. Soc., Bot. 62: 361-377.

Mickel, J. T. y J. M. Beitel. 1988. Pteridophyte flora of Oaxaca, Mexico. Mem. New York Bot. Gard. 46: 1-568.

Näf, V. 1979. Cap. 12. Antheridogens and antheridial development. In: Dyer, A. F. (ed.). The experimental biology of ferns. Academic Press. Londres. pp. 435-470.

Nayar, B. K. 1962. Morphology of spores and prothalli of some species of Polypodiaceae. Bot. Gaz. 123: 223-232.

Nester, J. E. y M. D. Schedlbauer. 1982. Antheridiogen activity of *Anemia mexicana*. Canad. J. Bot. 60: 1606-1610.

Raghavan, V. 1989. Developmental biology of fern gametophytes. In: Barlow, P. W., D. Bray, P. B. Green y J. M. W. Slack (eds.). Developmental and cell biology series. Cambridge University Press. Cambridge. 361 pp.

Smith, A. R. 1981. Flora of Chiapas: Part 2. Pteridophytes. The California Academy of Sciences. San Francisco, California. 370 pp.

Stokey, A. G. 1959. *Polypodium pectinatum* and *P. plumula* - Polypodiaceae or Grammitidaceae ? Amer. Fern J. 49(1): 142-146.

Tryon, A. F. y B. Lugardon. 1991. Spores of the Pteridophytes: Surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies. Springer-Verlag. Nueva York. 648 pp.

Tryon, R. M. y A. F. Tryon. 1982. Ferns and allied plants with special reference to tropical America. Springer-Verlag. Nueva York. 662 pp.

Voeller, B. R. 1964. Antheridogens in ferns. In: Régulateurs naturels de la croissance végétale. Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique. Paris. 123: 665-684.

Esta revista aparece gracias
al apoyo económico otorgado por
el Consejo Nacional de Ciencia
y Tecnología, México.

Toda correspondencia referente a
suscripción, adquisición de
números o canje, debe dirigirse a:

***ACTA BOTANICA MEXICANA***

Instituto de Ecología
Centro Regional del Bajío
Apartado Postal 386
61600 Pátzcuaro, Michoacán
México

Suscripción anual:

México N$ 25.00
Extranjero $ 15.00 U.S.D.